

**Overvintring av brisling (*Sprattus sprattus*)
i Oslofjorden i forhold til fysiske faktorer
næringstilgang og predasjonsfare**

Matilde Paulsen



Masteroppgave

**Biologisk institutt
Universitetet i Oslo
Høsten 2008**

Forord

Denne oppgaven ble skrevet under veiledning av Stein Kaartvedt, ved avdelingen for marin biologi og limnologi ved biologisk institutt, Universitetet i Oslo.

En stor takk til Stein Kaartvedt for all veiledning med oppgaven. Også takk til Anders. Takk til Rita for hjelp på tokt og på lab'en og mange takk til Thijs for all hjelp med statistikken.

Så vil jeg takke Harald for all hjelp, rettelser og støtte, og ellers vil jeg takke alle medstudentene for en hyggelig studietid.

Oslo, 30. november 2008

Matilde Paulsen

Sammendrag

Denne studien har fokusert på overvintring av brisling (*Sprattus sprattus*) i fire forskjellige fjordarmer i indre Oslofjord under vinteren 2006/2007. Pelagisk tråling og bunntråling samt ekkolodd ble brukt for å bestemme fordelingen til brislingen og deres predatorer, og det ble gjort mageundersøkelser av fisk fra trålprøvene. En planktonhåv ble benyttet for å bestemme brislingens næringstilgang og en CTD utstyrt med vannhentere ble brukt for å bestemme de fysiske forholdene i fjorden. Brislingens fordeling ble deretter vurdert i forhold til oksygenforhold, samspill med predatorer, næringsinntak og næringsforhold.

I vinteren undersøkelsen ble utført ble det funnet oksygen ved alle lokalitetene. De laveste oksygenverdiene ble funnet i Lysakerfjorden (1,3 ml/l). Dette var høyere enn antatt før undersøkelsene startet, og påvirket mulighetene for å teste utgangshypotesen om at brisling utnytter lave oksygenforhold som predatorrefugie. Det ble likevel funnet mest brisling ved de lokalitetene hvor oksygenkonsentrasjonen var lavest. Stort sett ble det tatt predatorfisk i de samme trekkene som brisling, som viste at oksygenverdiene ikke var lave nok til å fungere som skjulested. Mageanalysene av predatorfisk viste at brislingen var sterkt utsatt for predatorer, spesielt i de fjordene der de største konsentrasjonene av brisling holdt til.

Hoppekreps viste seg å være den viktigste næringskilden til brisling, og spesielt *Calanus*. Det var også hoppekreps som var mest dominant i planktonprøvene. Analyser av mageinnholdet til brisling viste en svært varierende grad av fødeaktivitet, også mellom fjordene. Større, voksne individer spiste mindre enn juvenile individer. Det ble også klart at de voksne brislingene holdt seg dypere i vannmassene. Trolig var dette på grunn av forskjellige overvintringsstrategier, med ulike avveininger (trade offs) mellom fødeinntak og predatorunngivelse. Det så ikke ut til å være noen sammenheng mellom brislingenes valg av overvintringshabitat og næringstilgang.

Innhold

| | |
|--|------------|
| Forord..... | I |
| Sammendrag..... | II |
| Innhold..... | III |
| | |
| 1. Innledning..... | 1 |
| 2. Materialer og metoder..... | 5 |
| 2.1 Studiested..... | 5 |
| 2.2 Hydrografi..... | 6 |
| 2.3 Plankton..... | 6 |
| 2.4 Tråling..... | 7 |
| 2.5 Akustiske registreringer..... | 9 |
| 2.6 Behandling av data og statistisk analyser..... | 9 |
| 3. Resultater..... | 11 |
| 3.1 Hydrografi..... | 11 |
| 3.2 Planktonfordeling..... | 15 |
| 3.3 Akustikk og fordeling av fisk..... | 17 |
| 3.4 Tråltrekk..... | 19 |
| 3.5 Brislingens fordeling..... | 34 |
| 4. Diskusjon..... | 36 |
| 4.1 Miljøforholdene i fjordene | 36 |
| 4.2 Fisk i hypoksiske vannmasser | 36 |
| 4.3 Fordeling til brisling i forhold til oksygen..... | 37 |
| 4.4 Brislingens næringsinntak i forhold til oksygen..... | 38 |
| 4.5 Brislingens overvintringsstrategi..... | 39 |
| 4.6 Fordeling til predatorfisk..... | 41 |
| 4.7 Konklusjon..... | 42 |
| | |
| Referanser..... | 43 |
| Vedlegg..... | 48 |

1. Innledning

Hypoksia i akvatiske systemer forekommer ettersom konsentrasjonen av oppløst oksygen reduseres til et nivå som er skadelig for levende organismer i disse systemene. Tilfeller med totalt fravær av oksygen kalles anoksisk. Anoksiske og hypoksiske marine miljøer har eksistert lenge, men er et økende fenomen (Diaz 2001). Naturlig forekommer hypoksia spesielt i upwelling soner grunnet den høye primærproduksjonen i disse områdene (Helly & Levin 2004), men ellers er det spesielt høy sannsynlighet for at hypoksia skal oppstå i systemer med lite fysisk energi som vind og tidevann, og med store elveutløp (Diaz 2001). Dette finner vi spesielt i estuarier, fjorder og kystnære farvann, der stratifisering av vannsøylen isolerer vannet i dypet fra å bli blandet med mer oksygenrikt vann i overflaten. Vannutskiftning i disse områdene kan være begrenset og ofte sesongbetont. Sannsynligvis har menneskelig påvirkning skylden for store deler av økningen av hypoksia. Landbruk, og også industri tilfører mye næringsstoffer til miljøet, men det er økende befolkningsvekst og høyere levestandard som er den egentlige årsaken bak denne utviklingen (Diaz 2001).

I Oslofjorden finner vi hypoksiske og anoksiske miljøer spesielt i Bunnefjorden. Her er vannutskiftning begrenset på grunn beliggenheten, formen på fjorden og av flere terskler. Sedimentprøver tatt fra Bunnefjorden på slutten av 70-tallet viste at det opprinnelig ikke var vanlig med anoksia i dette miljøet (Baalsrud og Magnusson 2002, Kirkerud et al. 1979), mens anoksia har vært fremtredende siden 1940. Om dette skyldes forurensning eller om det er naturlig variasjoner vet man lite om, men sedimentanalysen sier oss at forholdene har vært bedre tidligere.

Vertikale oksygen gradienter kan påvirke interaksjoner mellom predator og byttedyr, når toleransen for lave oksygenforhold varierer. Flere studier har vist at lave oksygenkonsentrasjoner kan være viktig for samspillet mellom predator og byttedyr (Breitburg et al. 1997, Nestlerode & Diaz 1998) og lite oppløst oksygen i et økosystem kan føre til enten høyere eller lavere predasjonsfare, avhengig av deres relative toleranse for hypoksi (Domenici et al. 2007). En studie av Robb og Abrahams (2003) på en predator-byttedyr situasjon mellom ”fathead minnows” (*Pimephales promelas*) og

abbor (*Perca flavescens*) i ferskvann, viste at byttedyret (fathead minnows) kunne overleve i mer ekstreme hypoksiske miljøer enn predatoren, abbor, siden den hadde større oksygenbærende evne. Den kunne dermed utnytte lave oksygenforhold for og unngå predatoren. De fant videre at mindre individer av abbor kunne tolerere lavere oksygenforhold enn større, og konkluderte at små fisk generelt ville ha større toleranse for hypoksi enn større fisk. Nilsson og Östlund-Nilsson (2008) konkluderer imidlertid med at størrelse har lite å si for toleranse for hypoksia. De mente det er andre faktorer som spiller større rolle, som naturlig seleksjon.

Brisling (*Sprattus sprattus*) er vanlig i fjorder langs Norskekysten, fra svenskegrensa til Helgeland. Den er også kjent fra å leve i eutrofe/hypoksiske miljøer, som for eksempel Østersjøen (Casini et al. 2006) og Svartehavet (Daskalov og Prodanov 1998). Brisling er en visuell predator og lever vanligvis av dyreplankton, spesielt hoppekreps (Ellingsen 1974). Det er ikke dokumentert gytevandringer av brisling slik som for sild (*Clupea harengus*). Brislingen har en lang gytetperiode som strekker seg over flere måneder (Ellingsen 1974). Hovedgytingen foregår i mai til juni. På grunn av den lange gytetiden vil brisling av samme årsklasse vise stor variasjon i størrelse ved slutten av første vekstsesong (november-desember). De største individene har på denne tiden en lengde på 8-9 cm, og fram mot neste vinter vokser den til 11-12 cm (Ellingsen 1974). Maks alder er sju år, og da kan den bli 17-18 cm lang. Brislingen blir normalt kjønnsmoden som toåring, men kan under gunstige vekstforhold bli kjønnsmoden allerede som ettåring (Ellingsen 1974). Undersøkelser i fjordene viser at brislingen stort sett holder seg i samme områdene gjennom året (Havforskningsinstituttet URL), men at brislingen om vinteren hovedsakelig står i de indre fjordområdene, og om sommeren da vekstforholdene er best i de ytre områdene trekker den seg lenger ut.

Studier på sild har vist at de nesten ikke tar til seg næring når den overvintrer (Huse & Ona 1996), og at overvintringen kan ses på som en periode med fokus på å unngå predatorer og spare energi. Noen studier har også antydnet at brislingen tar til seg lite næring i en overvintringssituasjon (Szypula 1992, Kaartvedt et al 2006). Tidligere resultater i fra Oslofjorden antyder en forskjell i næringsinntak mellom årsklasser av

brisling, der små juvenile er fødeaktive i øvre lag gjennom vinteren, mens eldre individer prioriterer sikkerhet i dypet (Volan 2004). En slik inndeling kan forklares med at juvenile individer prioriterer vekst for å nå kjønnsmodning raskere, mens kjønnsmoden brisling prioriter predatorunntvikelse for å overleve til neste gytesesong (Volan 2004).

De fleste fisk er visuelle predatorer og næringssøk finner ofte sted om dagen. Små planktonspisende fisk, som brisling, blir utsatt for større fiskepisende fisk som er mest effektive predatorer i dagslys, og kan senke faren ved oppholde seg i dypere vannmasser om dagen (Onsrud et al. 2004). Studier av overvintrende brisling utført på 150 meters dyp i Oslofjorden (Røstad og Kaartvedt 2006) viste at brislingen oppholdt seg så dypt som oksygenet tillot, for så å svømme opp mot overflaten i korte perioder i ly av mørket. Tidligere studier på overvintrende sild i Ofotfjorden (Dommansnes et al. 1994) viste at sild kan tolerere oksygennivåer under 2 ml pr L, men studier på brisling i Oslofjorden har vist at de muligens har bedre toleranse for dårlige oksygenforhold. Ved akustiske analyser ble det vist at brislingen kan oppholde seg i vannmasser ned mot 0,5 ml oksygen pr L (Kaartvedt et al. 2006). Studiet spekulerte også på om brislingen brukte sine regelmessige svømmeturer opp mot overflaten for å fylle svømmeblæren, for siden benytte seg av denne luften når oksygenet i vannmassene ble for lave.

Torskefisker er hovedpredator til brislingen, og andre sildefisker. I Oslofjorden er det spesielt hvitting (*Merlangius merlangus*) som er den viktigste predatoren, men også torsk (*Gadus morhua*), hyse (*Melanogrammus aeglefinus*) og sei (*Pollachius virens*). Hvitting har i Oslofjorden, ved akustiske studier, blitt observert i hypoksiske vannmasser med oksygenkonsentrasjon ned mot 1 ml/L, men unngikk vannmasser med lavere oksygennivå (Røstad og Kaartvedt 2006)

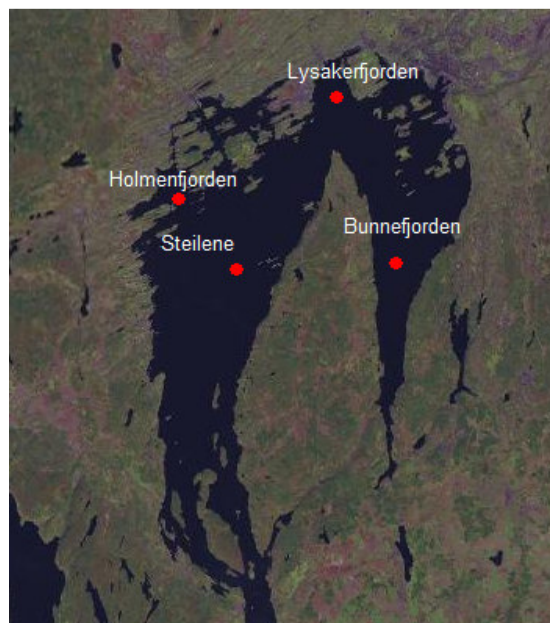
Undersøkelser av brislingens overvintringsbiologi i Oslofjorden har fram til nå vært konsentrert om én lokalitet (Bunnefjorden), og både brislingens overvintringsbiologi og oksygenets påvirkning på predator-byttedyr forholdet mellom torskefisker og overvintrende brisling er fremdeles uklart. Denne studiens mål er å bestemme

fordelingen av overvintrende brisling i forhold til oksygenforhold, bestemme samspill med predatorer samt å bestemme næringsinntak og næringsforhold i ulike overvintringshabitat. Utgangshypotesen er at brisling har høyere toleranse for lavtliggende oksygenverdier enn predatorer og at de drar nytte av dette for å redusere predasjonsfaren om vinteren. Den alternative hypotesen er at brisling velger overvintringshabitat ut i fra næringstilgang. Undersøkelsene vil bli utført i fire forskjellige fjordarmer i Oslofjorden, med ulikt dyp og antatt ulike miljøforhold.

2. Materialer og metoder

2.1 Studiested

Innsamlingene ble foretatt ved 4 lokaliteter i indre Oslofjord vinteren 2006/2007 med universitetets forskningsfartøy F/F Trygve Braarud. Bunnefjorden er den innerste delen av Oslofjorden (figur 1) og den dypeste av de undersøkte lokalitetene, ca 150 meter dyp. Bunnefjorden er avskilt fra resten av Oslofjorden ved en bred terskel som er ca 50 meter dyp, som går mellom Nesoddtangen og Bygdøy. Holmenfjorden har et maksimalt bunndyp på 79 meter og Lysakerfjorden på 82 meter. Dette er to fjordarmer uten terskel. Steilene, med bunndyp på omkring 120 meter, er kontroll stasjon, med antatt gode oksygenforhold, siden det er delvis eller full vannutskiftning av bunnvannet her hvert år (Baalsrud og Magnusson 2002). Vannfornyelsen i Oslofjorden skjer når tungt vann fra ytre Oslofjord strømmer inn over den grunne Drøbaksterskelen (19 meter) og ned i dypområdet innenfor. Da skyves det gamle dypvannet oppover og ut av fjorden. Når et basseng er fylt opp flyter vannet videre over neste terskel, og videre innover i fjorden. Innerst i Bunnefjorden kan det gå 3-4 år mellom hver vannutskiftning (Baalsrud og Magnusson 2002).



Figur 1. Kart over indre Oslofjord. Punktene viser de fire lokalitetene der undersøkelsene ble utført.

2.2 Hydrografi

Vertikalprofil av temperatur og saltholdighet ble målt med CTD (conductivity temperatur depth) på hver stasjon.

Oksygenforholdene ble målt ved hjelp av vannhentere på CTD'en. Dypene prøvene ble tatt på vises i tabell 1. For 6 av toktene ble prøvene konserverte, og senere analysert på laboratoriet med Winkler metoden, for bestemmelse av mengden oksygen (Strickland og Parsons 1972). Den 30. november ble prøvene i Bunnefjorden, Holmenfjorden og Lysakerfjorden målt med en sensor (WTW 340i oksygen elektrode fra WTW, Weilheim, Germany) som ble puttet ned i vannflaskene. Sensoren målte temperatur og oksygen i prosent metning.

Tabell 1. Dyp vannprøver ble tatt på, i de forskjellige fjordene.

| Bunnefjorden | Steilene | Holmenfjorden og Lysakerfjorden |
|--------------|----------|---------------------------------|
| 150 | 120 | 75 |
| 145 | 115 | 70 |
| 130 | 110 | 60 |
| 110 | 90 | 50 |
| 100 | 80 | 40 |
| 90 | 70 | 30 |
| 70 | 60 | 20 |
| 50 | 50 | 10 |
| 40 | 40 | 0 |
| 30 | 30 | |
| 20 | 20 | |
| 10 | 10 | |
| 0 | 0 | |

2.3 Plankton

Fødetilbudet til brislingen ble undersøkt ved dybdeoppløste planktontrekk med en WP2 håv med nettstørrelsen på 200 µm. Arealet av håvåpningen var 0,255 m². Trekkene ble tatt fra bunnen (der bunndypet var større enn 80 meter) -80m, 80-40 m, 40-20 m og 20-0 m. Tabell 2 viser hvilke dyp trekkene ble tatt på ved de forskjellige lokalitetene.

Tabell 2. Dypene WP2 trekkene ble tatt på.

| | | | | |
|-------------------------|---------|--------|--------|-------|
| Bunnefjorden 26.01.07 | 148-83m | 80-39m | 40-0m | |
| Lysakerfjorden 26.01.07 | 78-41m | 40-0m | | |
| Lysakerfjorden 02.02.07 | 78-40m | 40-20m | 20-0m | |
| Holmenfjorden 02.02.07 | 76-39m | 40-20m | 20-0m | |
| Steilene 05.02.07 | 120-82m | 80-40m | 40-19m | 20-0m |

Prøvene ble fiksert ombord med formalinløsning, og senere talt opp på laboratoriet. I de fleste tilfellene ble hele prøven talt, men i et tilfelle med stor mengde mesozooplankton ble prøven splittet, og 1/10 av prøven talt. Dyreplanktonet ble talt opp og identifisert, til slekt, i et tellekammer og ved bruk av lupe.

2.4 Tråling

For å kartlegge mengden, vertikalfordelingen, størrelsesfordelingen og fødebiologi til brisling og potensielle predatorer ved de ulike lokalitetene ble det benyttet en pelagisk trål med en multisampler lukkemekanisme, som gir mulighet for dybdeoppløste trekk. Multisampleren består av tre separate nett som kan åpnes og lukkes fra fartøyet, og tråldypet ble målt ved hjelp av en Scanmar trålsensor. Trålen hadde et åpningsareal på 100 m² og maskevidden var 20 cm ved åpningen og ble redusert til 1 cm i bakre del. Trålen ble trukket med en fart av 2 knop. Det ble benyttet en bunntrål til bunntrekk. Bunntrålen hadde et åpningsareal på 57 m², og 2 cm maskevidde bakerst i trålen.

Det ble foretatt tråling i november 2006, og januar og februar 2007 (Tabell 3 og 4). Til sammen ble det tatt 15 trekk, med 2-3 dybdeintervaller for hvert trekk, fordelt på de 4 lokalitetene. (Mer detaljer om trekkene i vedlegg 1)

Tabell 3. Dager pelagisk tråling ble utført.

| Lokalitet | Dato for tråling |
|----------------|--------------------------|
| Bunnefjorden | 23.11.2006 01.02.2007 |
| Lysakerfjorden | 29.11.2006 02.02.2007 |
| Holmenfjorden | 29.11.2006 02.02.2007 |
| Steilene | 29.11.2006 05.02.2007 |

Tabell 4. Dager bunntråling ble utført.

| Lokalitet | Dato for tråling |
|----------------|------------------|
| Bunnefjorden | 26.01.2007 |
| Lysakerfjorden | 26.01.2007 |

Da trålnettene kom på dekk ble fangsten sortert og registrert. Andel krill og brisling ble målt i liter. Et subsample ble frosset ned for senere analyse. Alle større fisk (potensielle predatorer) ble målt, veid og magene frosset for senere analyse. Et subsample av 30 (der det var tilgjengelig) tilfeldig valgte brisling fra hvert trekk ble nærmere undersøkt i laboratoriet. Totalt 760 brisling ble undersøkt. Lengde (både total og uten halefinnen) og vekt ble bestemt for hver fisk før disseksjon. Fiskemagene ble tatt ut og magens fullhetsgrad og fordøyelsesgrad ble bestemt ved å bruke en skala fra 1 til 5 (tabell 5). Bytteorganismene i magen ble identifisert, om mulig, og telt. Brisling fra Bunnefjorden 23.11.06, trekk 1 fra 1.2.07 og Holmenfjorden 29.11.06 ble opparbeidet av Rita Amundsen.

Tabell 5. Beskrivelse av de forskjellige kategoriene benyttet under mageanalysen.

| kategori | Mage fyllningsgrad | Fordøyelsesgrad |
|----------|--------------------|------------------------------|
| 1 | tom | fordøyelse ikke begynt |
| 2 | meget lite innhold | fordøyelse påbegynt |
| 3 | noe innhold | fordøyelse framskredet |
| 4 | full | fordøyelse langt framskredet |
| 5 | utsprengt | fordøyelse nesten avsluttet |
| 6 | vrengt mage | |

Samme metode ble brukt for torskefiskene, for det meste hvitting, samt noen hyse og torsk. Til sammen 204 torskefisker ble undersøkt. Hvitting fra Bunnefjorden 23.11.06, Holmenfjorden og Lysakerfjorden 29.11.06, Bunnefjorden og Lysakerfjorden 26.1.07, 1.2.07 og Holmenfjorden 2.2.07 ble opparbeidet av Rita Amundsen.

2.5 Akustiske registreringer

Det ble også utført akustiske registreringer fra fartøyet F/F Trygve Braarud, ved hjelp av et Simrad EK500 ekkolodd med 38 KHz split beam svinger. Ekkoloddet hadde 12 graders strålebredde. Dataene ble postprosessert i dataprogrammet Matlab av Anders Røstad.

2.6 Behandling av data og statistiske analyser

Resultatene fra de pelagiske tråltrekkene ble standardisert til ti-minutters tråltrekk. I tilfeller der fisk hadde vrengt mage, ble de fiskene det gjaldt fjernet under analyser som gikk på mageinnholdet. Ved analysene som gikk på lengde på fisk, ble den totale lengden brukt.

Alle de statistiske analysene ble utført i programmet R 2.7.1 (<http://cran.r-project.org/>). ANOVA ble brukt for å teste om det var signifikante forskjeller i mengde fisk, mageinnhold og størrelsesfordeling pr fjord, samt forskjeller i mengde pr måned. TukeyHSD test ble brukt til å finne ut hvilke av fjordene som var signifikant

forskjellige fra hverandre. Kontingents tabell (contingency table) ble brukt for å analysere forholdet mellom kategoriske variable; for å finne ut om det var signifikante forskjeller i størrelse og om fisken hadde spist/ikke spist, samt hva mageinnholdet besto av. En lineære regresjons modell ble prøvd ut på dataene, men brudd på flere av forutsetningene, gjorde at den passet dårlig. Da dataene ikke var lineære ble dataene tilpasset en additiv modell, som heller ikke var het ideell, men som passet bedre.

3. Resultater

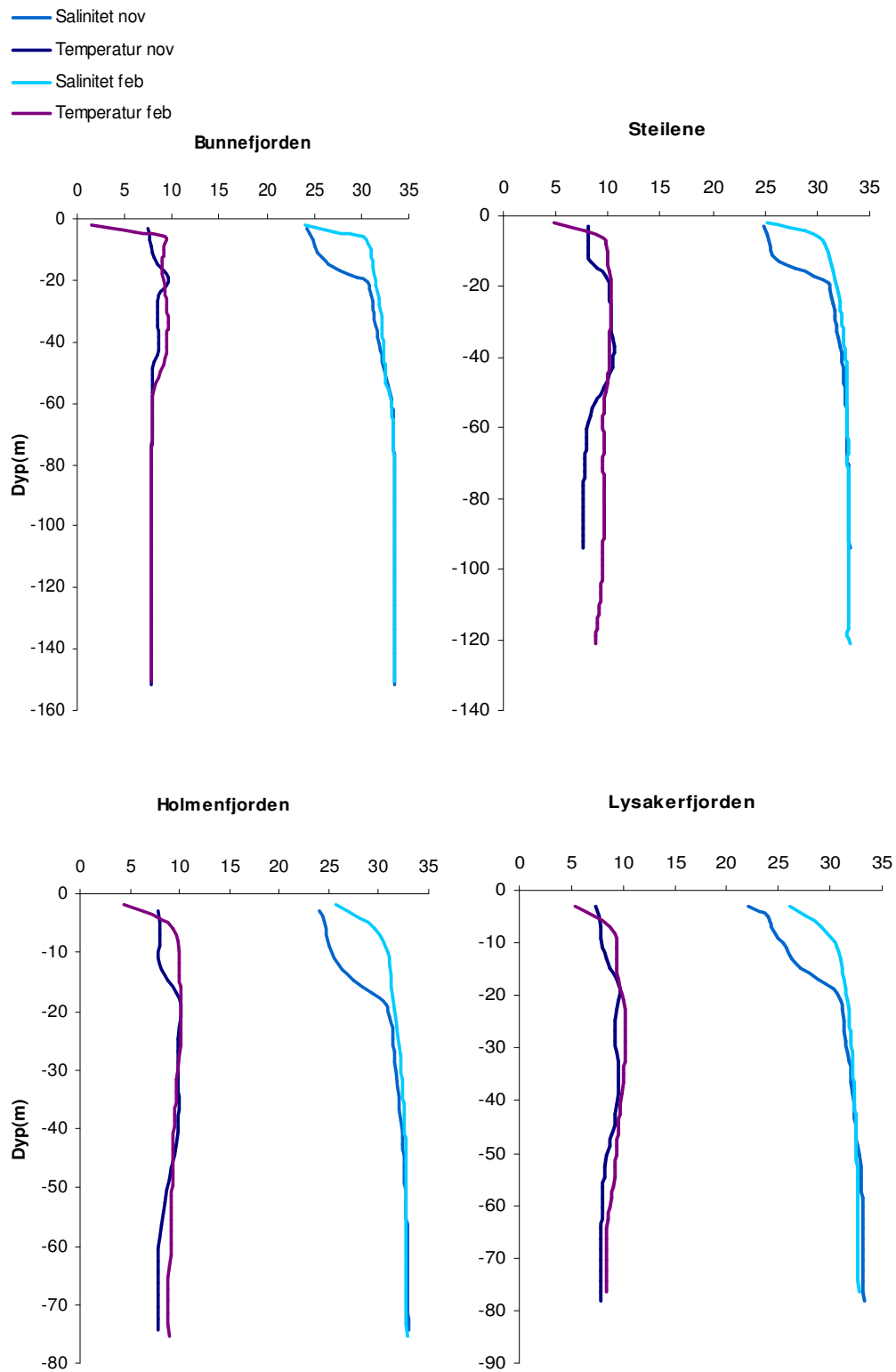
3.1 Hydrografi

3.1.1 Temperatur

Felles for alle fjordene i november var en relativt homogen vertikalfordeling av temperaturen, men med et noe varmere vannlag mellom 20 og 40 meters dyp (rundt 10 °C) enn vannmassene over og under (rundt 7-8 °C) (figur 2). Mot bunnen stabiliserte temperaturen seg på ca 8 °C ved alle lokalitetene. I februar var det en termoklin i de øverste ti meterne, der temperaturen økte raskt med dypet til ca 10 °C. Overflatevannet var kaldere da enn i november. Deretter stabiliserte temperaturen seg mot dypet på rundt 8-9 °C, med litt variasjon mellom lokalitetene. I Bunnefjorden var temperaturen noe lavere.

3.1.2 Saltholdighet

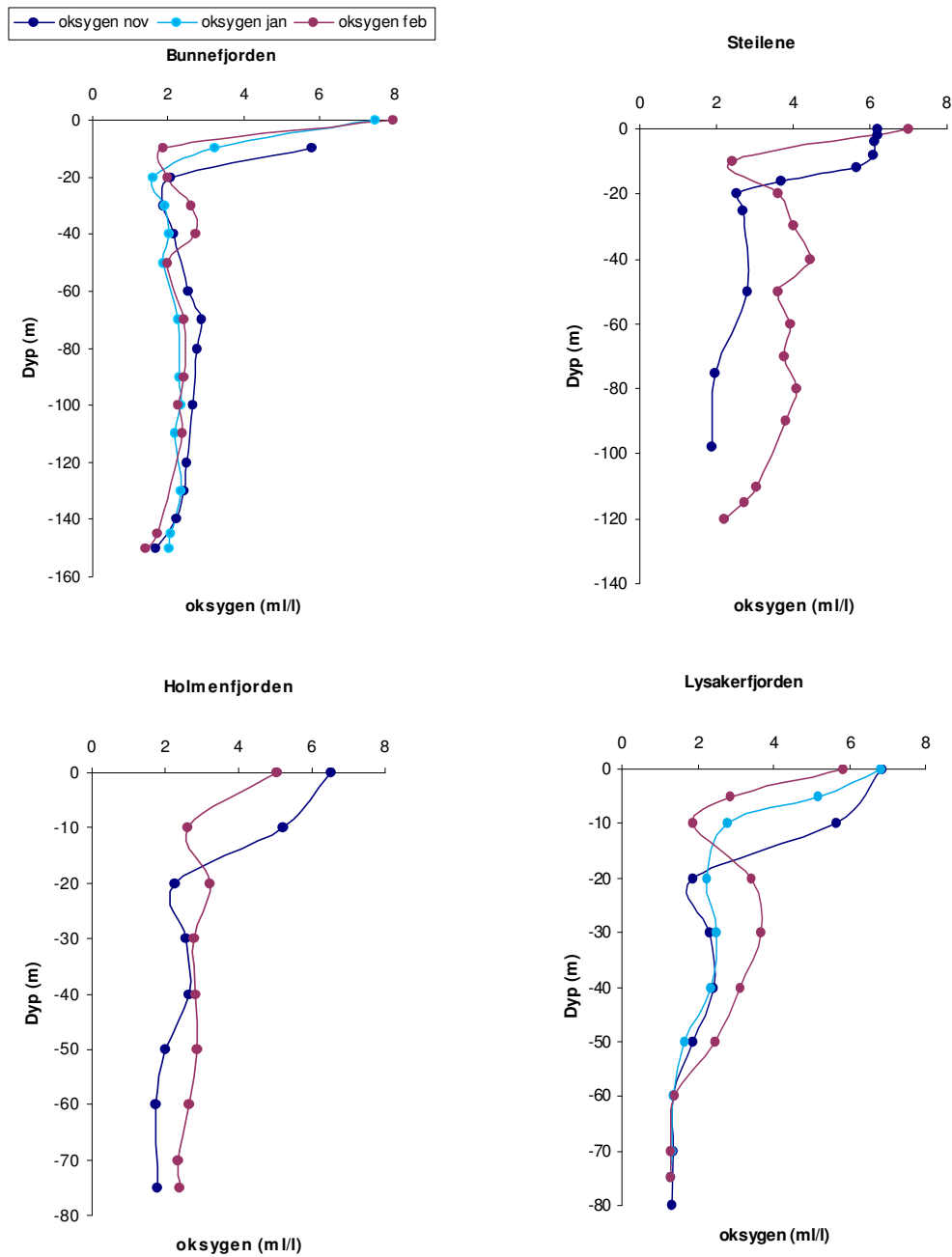
Saltholdighetsprofilene var ganske like mellom fjordene, men med noen forskjeller mellom november og februar (figur 2). I november var det øverste brakkvannlaget tykkere (fra overflaten ned til 20 meters dyp) enn i februar (fra overflaten ned til 10 meters dyp). Med dypet hold saltholdigheten seg konstant på 32-33psu ved alle lokalitetene både for november og februar. Lysakerfjorden hadde den laveste målingen i overflaten med 20psu i november.



Figur 2: Temperatur og saltholdighet for Bunnefjorden, Steilene, Holmenfjorden og Lysakerfjorden i november og februar.

3.1.3 Oksygen

Det var oksygen gjennom hele vannsøylen i alle fjordene i undersøkelsesperioden (figur 3). Resultatene fra februar gjenspeilte vannutskiftningen i alle fjordene bortsett fra Bunnefjorden, og de nedre 20 meterne av Lysakerfjorden. Oksygeninnholdet i Bunnefjorden sank raskt de første 10-20 meterne, deretter var det noen svinginger før verdiene holdt seg relativt konstant nedover i dypet på rundt 2 ml/L (figur 3). På Steilene var det mer svingninger i oksygenforholdene, men stort sett mer oksygen enn i de andre fjordarmene (figur 3). Oksygenkonsentrasjonen var høyest i februar, med verdier rundt 4 ml/l, fra 20 til 90 meter, for så å synke ned mot 2 ml/l i de helt dypeste vannlagene. I Holmenfjorden var det bedre oksygenforhold enn i Bunnefjorden og i Lysakerfjorden (figur 3), med oksygenverdiene på rundt 2ml/l fra 20 meters dyp og nedover i november, og i februar var verdiene på rundt 3 ml/l og noe lavere i de dypeste lagene. De laveste oksygenverdiene ble målt i Lysakerfjorden (figur 6) med verdier rundt 1.3 ml/l fra 60 meter og ned mot bunnen gjennom hele perioden.



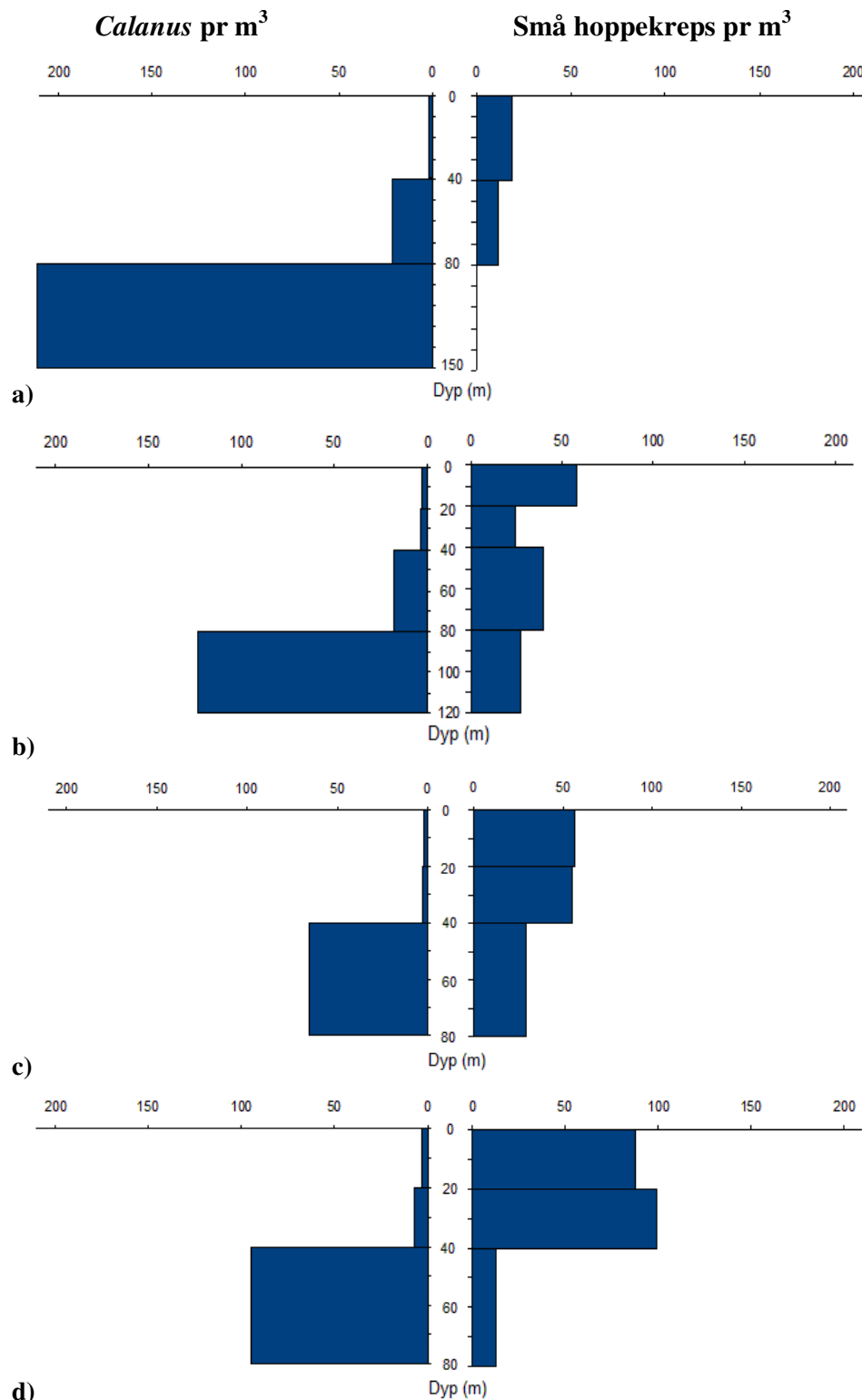
Figur 3: Oksygenforhold i Bunnefjorden, Steilene, Holmenfjorden og Lysakerfjorden, i november, januar og februar.

3.2 Planktonfordeling

I alt ble det funnet 11 forskjellige slekter dyreplankton, men i alle fjorder og ved alle dybdeintervaller var det hoppekreps som dominerte. De største konsentrasjonene av *Calanus* fant vi i de dypeste trekkene for hver fjord (figur 4 og tabell 6). Blant fjordene var det Bunnefjorden som hadde den største konsentrasjonen av *Calanus*, men også Steilene og Lysakerfjorden hadde mange. Holmenfjorden skilte seg ut med å ha noe mindre. De største konsentrasjonene av små hoppekreps (spesielt *Microcalanus* og *Oithona*) ble funnet i Lysakerfjorden, men også mange i Holmenfjorden og Steilene (figur 4). I alle fjordene var *Calanus* mer dominante i dypet, mens mindre hoppekreps dominerte nærmere overflaten. Steilene var lokaliteten vi fant høyest artsdiversitet. Her var det blant annet en del naupliarver og børstemarklarver i det øverste laget (Tabell 6, for mer detaljer se vedlegg 2). Dette viste også prøvene i Lysakerfjorden og Holmenfjorden, men i noe mindre grad (tabell 6)

Tabell 6. Oversikt over vertikalfordeling til dyreplankton (antall/m³) i ulike dybdeintervaller for de forskjellige fjordene.

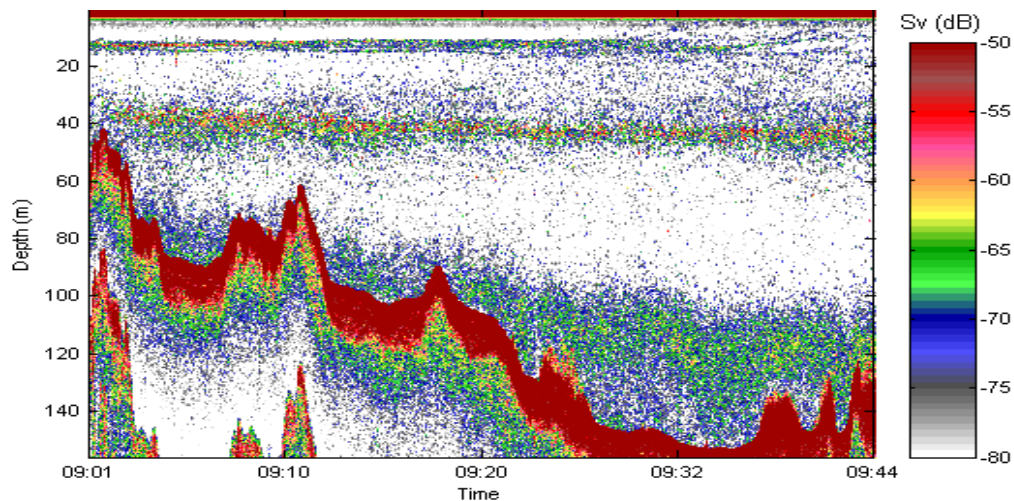
| Dyp | totalt antall plankton pr m ³ | <i>Calanus</i> pr m ³ | små hoppekreps pr m ³ | Øvrige dyreplankton pr m ³ |
|-------------------------------|--|----------------------------------|----------------------------------|---------------------------------------|
| Bunnefjorden 26.1.07 | | | | |
| 0-40 | 19.7 | 1.2 | 18.5 | 0.0 |
| 39-80 | 33.2 | 20.9 | 11.6 | 0.7 |
| 83-148 | 212.4 | 210.6 | 0.6 | 1.2 |
| Steilene 5.2.07 | | | | |
| 0-20 | 91.6 | 2.7 | 58 | 30.9 |
| 19-40 | 27.8 | 3.4 | 24.3 | 0.1 |
| 40-80 | 57.1 | 16.9 | 39.8 | 0.4 |
| 82-120 | 152.2 | 123.1 | 27.1 | 2.0 |
| Holmenfjorden 2.2.07 | | | | |
| 0-20 | 72.4 | 1 | 56.5 | 14.9 |
| 20-40 | 58.2 | 1.8 | 55.7 | 0.7 |
| 39-76 | 96.2 | 64.4 | 29.5 | 2.3 |
| Lysakerfjorden 26.1.07 | | | | |
| 40-0 | 57.9 | 1.5 | 54.7 | 1.7 |
| 41-78 | 192.7 | 171 | 20.7 | 1.0 |
| Lysakerfjorden 2.2.07 | | | | |
| 0-20 | 103.3 | 2.2 | 87.3 | 13.8 |
| 20-40 | 106.9 | 6.7 | 99 | 1.2 |
| 40-78 | 107.3 | 94.3 | 12.6 | 0.4 |



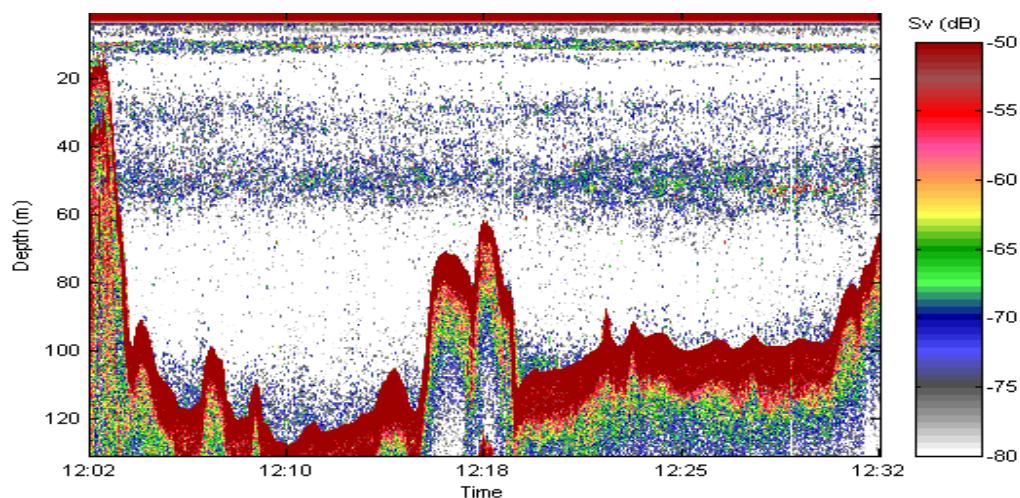
Figur 4. *Calanus* og små hoppekreps pr m³. Gruppen med små hoppekreps består av *Microcalanus*, *Oithona*, *Acartia*, *Pseudocalanus* og *Onchea*. **a)**Bunnefjorden, **b)**Steilene, **c)**Holmenfjorden **d)**Lysakerfjorden (basert på trekket 2.2.07).

3.3 Akustikk og fordeling av brisling

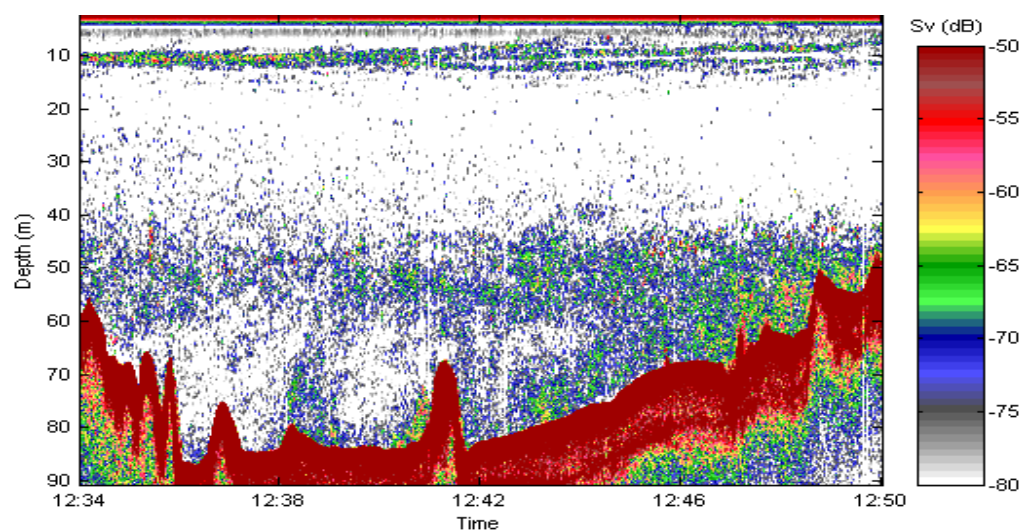
Ekkogrammene er fra januar 2007. I Bunnefjorden kan man se et lag med fisk på rundt 40 meter, og også en del fisk i dypet fra 100 meters dyp og ned til bunnen (figur 5). På ekkogrammet fra Steilene kan man se at det er færre fisk (figur 6) enn ved de andre lokalitetene. Der ligger de i et mer spredt lag på 30 til 50 meters dyp, og det var heller ingen ansamlinger mot bunnen. I Holmenfjorden kan man se at det var en del fisk fra 50 meter og ned mot bunnen (figur 7), og noe av det samme ser man også på ekkogrammet fra Lysakerfjorden. Der ser man mye fisk fra 40 meters dyp og ned til bunnen (figur 8). I alle fjordene er det også akustiske registreringer rundt 10 meters dyp.



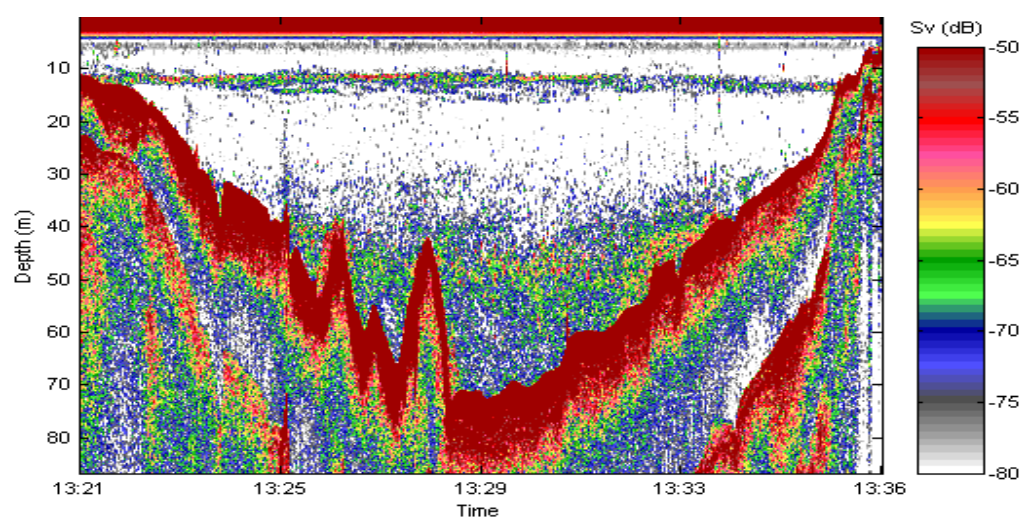
Figur 5. Transekt av Bunnefjorden dagtid.



Figur 6. Transekt av Steilene dagtid.



Figur 7. Transekt av Holmenfjorden dagtid.



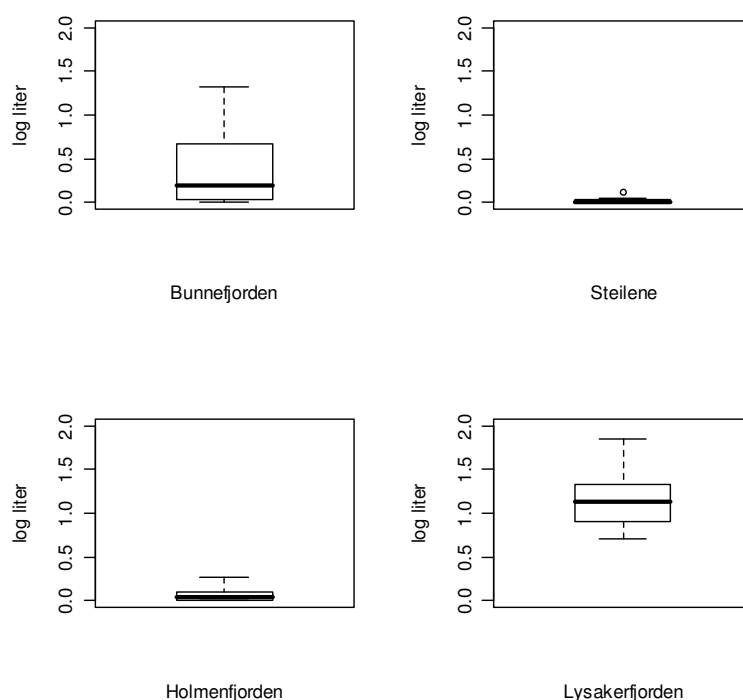
Figur 8. Transekt av Lysakerfjorden dagtid.

3.4 Tråltrekk

3.4.1 Brisling

Mengde

Brisling dominerte som regel både de pelagiske tråltrekkene og bunntrekkene (se fangsttabell vedlegg 1). Det var en signifikant forskjell i tetthet av brisling mellom fjordene (ANOVA, $df=3$, $F=14.77$, $p \gg 0.001$). I Lysakerfjorden var det signifikant større tetthet av brisling enn i de tre andre lokalitetene (TukeyHSD test, p-verdier < 0.05). Bunnefjorden hadde en del større fangstall enn Holmenfjorden og spesielt Steilene, uten at forskjellene var signifikante (TukeyHSD test, Bunnefjorden-Holmenfjorden $p=0.242$, Bunnefjorden-Steilene $p=0.083$). Figur 9 oppsummerer mengdefordelingen. Ut i fra fangsttallene (tabell 7) så det ut til at det var noe flere brisling i november enn februar, men forskjellene var ikke signifikante (ANOVA, $df=1$, $F=0.938$, $p=0.340$).

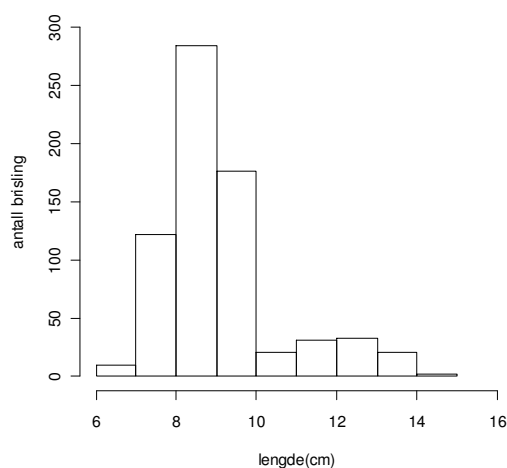


Figur 9. Boxplot som viser mengden brisling i liter, for hver fjord. Alle pelagiske trekk er tatt med, både november og februar. Plottene er basert på liter brisling standardisert til 10 minutters tråltrekk. Antall liter er logaritme transformert.

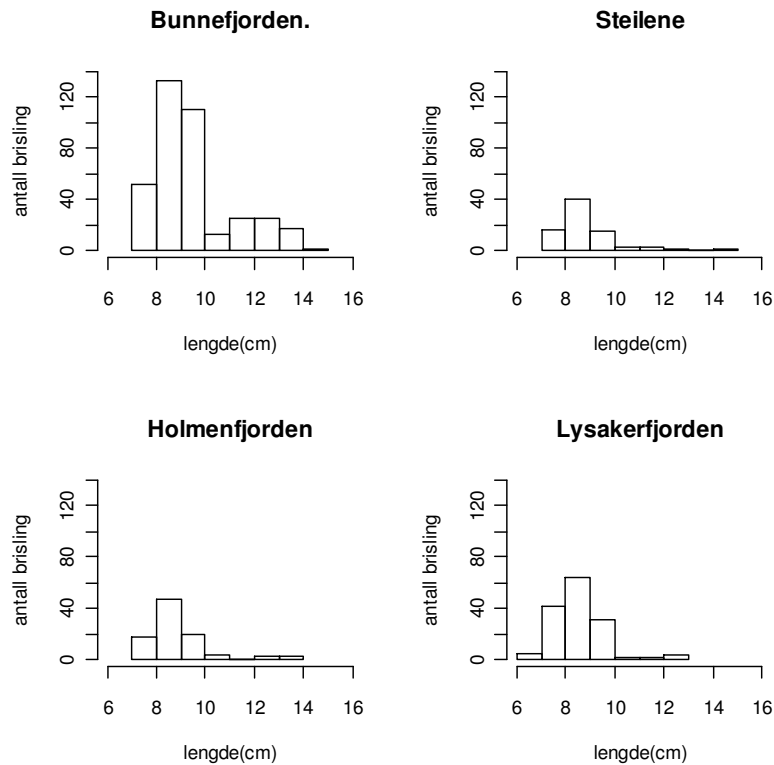
Størrelsesfordeling

Histogrammene over størrelsesfordelingen (figur 10 og 11) viser at brisling på 8 til 9 cm utgjorde størsteparten av fangsten, og disse representerer sannsynligvis en årsklasse av brisling. En mindre topp med lengder på 12 cm, som vises spesielt i Bunnefjorden, kan være brisling som er ett år eldre. Det var en signifikant forskjell i størrelsen på brislingen blant de forskjellige fjordene (ANOVA, $df=3$, $F=14.766$, $p<<0.001$). I de pelagiske trekkene i Bunnefjorden var individene signifikant større (TukeyHSD test, p -verdier <0.05) enn i trekkene fra de andre fjordene, mens Lysakerfjorden hadde de minste individene ($p<<0.001$).

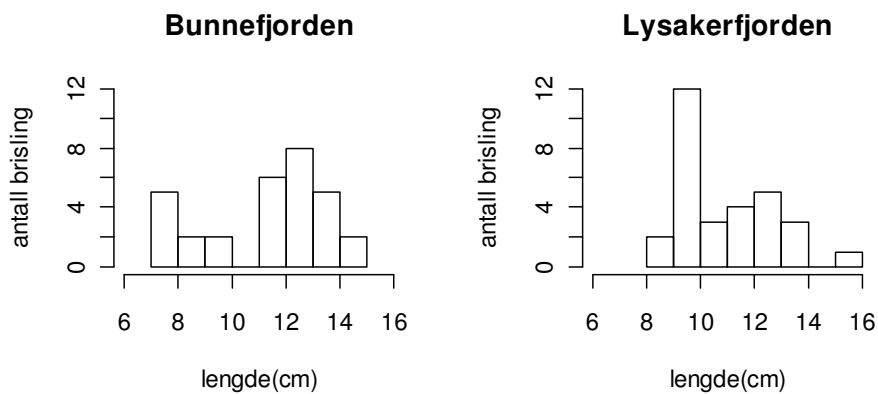
I Bunnefjorden og Lysakerfjorden ble det tatt trekk med bunntrål. Disse brislingene var gjennomsnittlig større enn ved de pelagiske trekkene i samme fjord (tabell 7). Det var en signifikant forskjell i størrelse mellom bunntrakk og pelagiske trekk (ANOVA, $df=1$, $F=95.399$, $p<<0.001$). Figur 12 viser lengdefordelingen til brisling tatt med bunntrål, der kan man se at lengden fordeler seg noe annerledes, med hovedtyngden på de større individene.



Figur 10. Histogrammet viser lengdefordelingen til brisling tatt i pelagiske tråltrekk, for alle fjorder samlet.



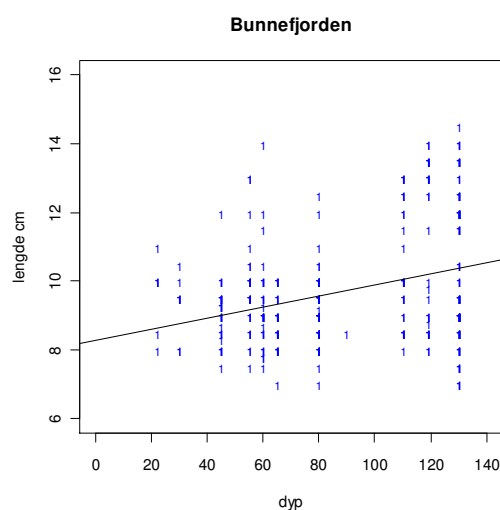
Figur 11. Histogrammene viser lengdefordelingen for brisling i pelagiske trekk, fordelt på hver fjord.



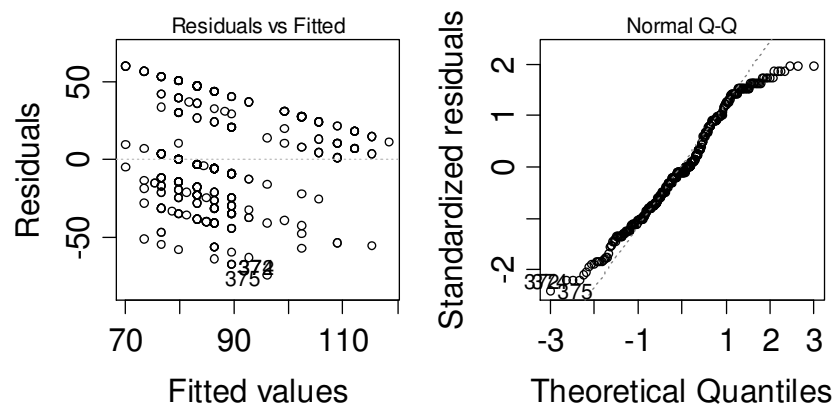
Figur 12. Histogrammene viser lengdefordelingen til brisling tatt med bunnetrål.

Med en lineær regresjons modell kunne man i Bunnefjorden se en svak, men signifikant trend med at brislingen blir større med dypet ($p < 0.001$) (figur 13), men r^2 var kun 0.105, og figuren forklarte derfor lite av variansen. Test av datasettets homogenitet og normalitet viste nedgang i residualene med større tilpassede verdier, og noe avvik fra normalfordelig (figur 14), noe som indikerer et brudd på grunnleggende forutsetningene for lineær regresjon. Deretter ble dataene testet med en additiv modell med "smoothing spline" med fire frihetsgrader (figur 15), og 15.5 % av variansen ble forklart. Som i lineær regresjon testet vi for brudd på forutsetningene om homogenitet og normalitet, og resultatet var nå vesentlig bedre enn for den lineære modellen. Figuren viste en økt lengde spesielt i de dypeste lagene (figur 15).

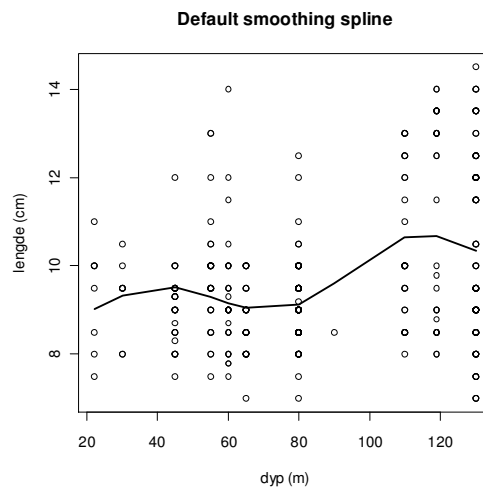
For Lysakerfjorden, Holmenfjorden og Steilene var det for få punkter til å teste dataene med en additiv modell hver for seg. Ved å slå sammen alle fjordene i samme modell fikk vi et tilfredsstillende stort datasett, og modellen forklarte 17 % av variansen i datasettet (figur 16). Forutsetningene for homogenitet og normalitet var nå derimot dårligere enn for Bunnefjorden alene, og man så heller ingen tydelige trender med økt lengde ved dyp ved de øvrige lokalitetene.



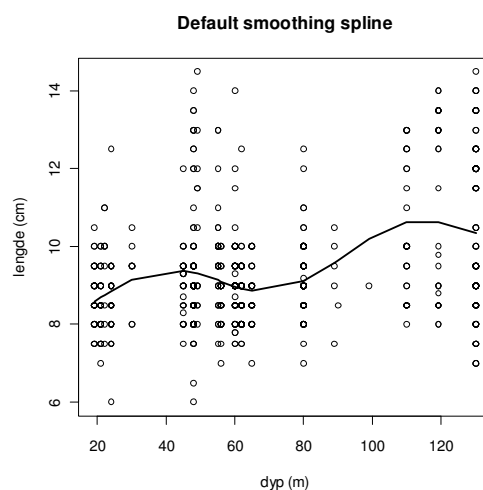
Figur 13: Viser lengdefordeling av brisling med dypet i Bunnefjorden. Alle undersøkte individer fra pelagisk tråling er inkludert (estimert stigningstall= 0,0161, $p < 0,000$, $r^2 = 0.105$).



Figur 14. Residualer mot tilpassede verdier (til venstre) og QQ-plot av residualene (til høyre) for den lineære modellen; lengde på brisling mot dyp. Figurene viser brudd på forutsetningene om homogenitet og normalitet ved lineær regresjon.



Figur 15. Additiv modell av lengden på brisling (fisk fra pelagiske trekk) i Bunnefjorden, i forhold til dyp, med "smoothing spline" og fire frihetsgrader.



Figur 16. Lengdefordeling av brisling med dyp, for alle fjordene til sammen, med ”smoothing spline” og fire frihetsgrader. Basert på pelagiske trekk.

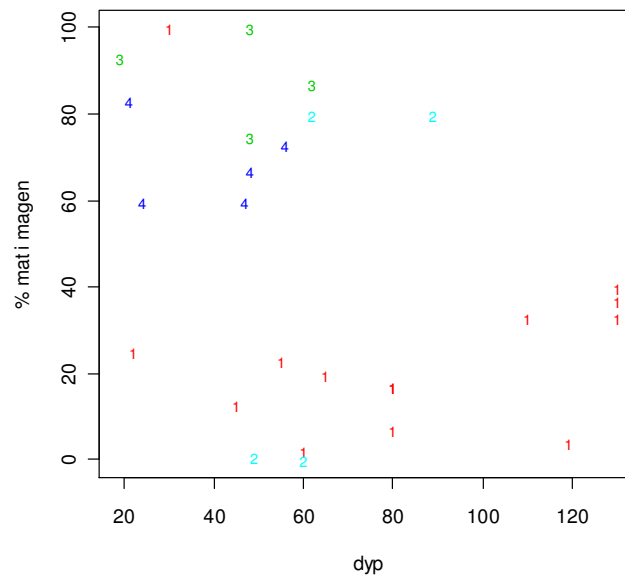
Mageanalyse

Mengden brisling som hadde spist varierte mellom fjordene. I grunnere vannmasser hadde brislingen mer i magen (figur 17), men om dette er en fjordeffekt eller vertikaleffekt er vanskelig å si. Brisling i Holmenfjorden og Lysakerfjorden har spist mye (figur 17), og fisk fra Bunnefjorden har generelt mindre innhold i magesekken. Ved Steilene varierer det betydelig blant trekkene. Det var signifikante forskjeller i mengden mageinnhold mellom fjordene (ANOVA, $df=3$, $F=7.9762$, $p=0.001$). Brislingen i Holmenfjorden og Lysakerfjorden hadde signifikant mer i magen (TukeyHSD test, $p=0,001$, $p=0,020$ respektivt) enn brislingen i Bunnefjorden. Det var også en trend til at brislingen i Holmenfjorden hadde mer i magen enn brislingen ved Steilene (TukeyHSD test, $p=0,056$).

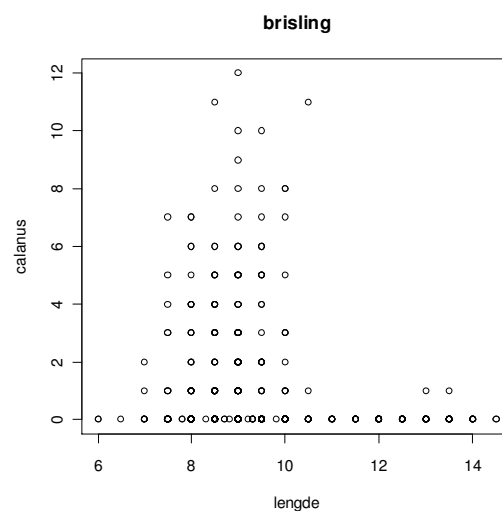
Hoppekreps var det viktigste byttedyret, og i blant de som kunne identifiserer var *Calanus* vanligst, men i et par av trekkene inneholdt brislingmagene også en del andre mindre hoppekreps. I Bunnefjorden var de fleste magesekkene tomme, og i de tilfellene der det var mat i magesekken, var dette ofte godt, fordøyd, uidentifiserbar grøt. På Steilene var det tatt få brisling med trålen, og det var derfor vanskelig å se noen trender. I Holmenfjorden var det derimot et stort antall brisling med mat i magen. Det var også

mange brisling med mageinnhold i Lysakerfjorden, men individer fra bunntrålen var blant de som hadde spist minst (ikke vist i figur 17, se tabell 7).

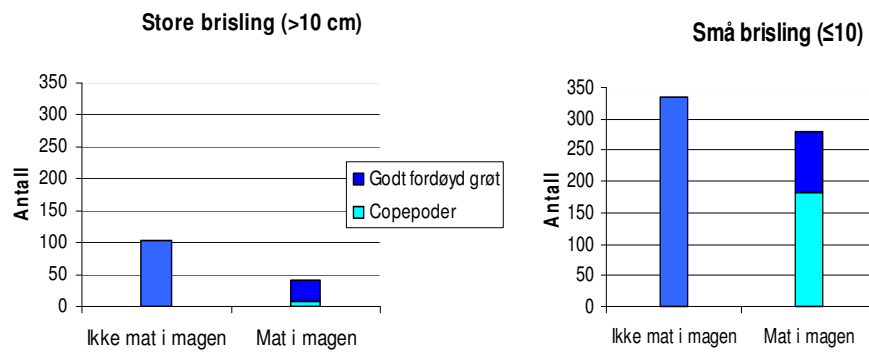
Sammenhengen mellom størrelsen på brislingen og mageinnholdet, her i antall *Calanus* i magen (figur 18), viser tydelig at de største individene av brisling hadde spist mindre enn de mindre individene. Ut i fra kunnskap om årsklasser og størrelsesfordelingen i denne studien (figur 11) ble brislingen delt inn i to grupper; brisling ≤ 10 cm (antatt juvenile brisling) og brisling > 10 cm (antatt voksne brisling). Ut i fra denne inndelingen ble det klart at størrelsen på brislingen hadde signifikant effekt på matinntaket (kontingents-tabell, $\chi^2 = 15.61$ og $\chi^2_{0.05,1} = 3.84$, $p < 0.001$), der voksne individer spiser mindre enn de juvenile. Blant de juvenile brislingene var det en større andel som hadde ferskt mageinnhold (hoppekrepser) i forhold til fordøyd mat (uidentifiserbar grøt), mens for de voksne individene var forholdet motsatt. Da denne fordelingen i mageinnhold ble sammenlignet ble det funnet en signifikant forskjell mellom årsklassene (kontingents-tabell, $\chi^2 = 32.67$ og $\chi^2_{0.05,1} = 3.84$, $p < 0.001$). Det ble undersøkt 145 voksne individer, og av disse var det 105 uten mageinnhold. Av 40 individer med mat i magen (figur 18) hadde de aller fleste godt fordøyd grøt, kun 7 fisk hadde gjenkjennelige hoppekrepser. De juvenile individene var i flertall (614 stykker til sammen). Av de hadde 334 ikke spist, og 280 hadde mat i magen. Av de med mat i magen var det 98 som hadde godt fordøyd grøt, mens 182 hadde hoppekrepser i magen (figur 19).



Figur 17: Figuren viser mageinnholdet (prosent individer med mat i magen pr trekk) til brisling fordelt på dyp. Trekk med færre enn 5 fisk er tatt bort. Figuren inkluderer ikke trekk med bunntål. 1= brisling fra Bunnefjorden, 2=brisling fra Steilene, 3=brisling fra Holmenfjorden, 4=brisling fra Lysakerfjorden.



Figur 18: Plottet viser lengden på brisling mot antall *Calanus* spist, for alle fjordene samlet. Basert på pelagiske trekk.



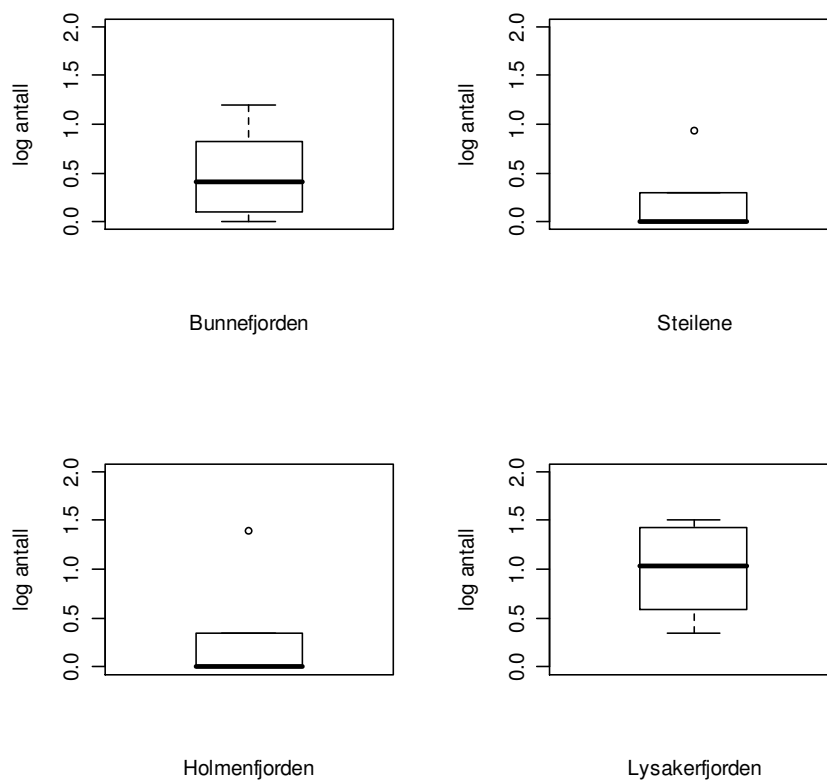
Figur 19. Viser forholdet mellom næringsinntak mellom store og små brisling.

Tabell 7. Mengde (liter), gjennomsnittlig lengde (cm) med standardavvik og mageinnhold for brisling pr trekk, fordelt på fjord.

| Mnd. | Fjord | Dyp (m) | Brisling (liter) | gj.sn. total lengde | Mager med bytte (%) | Calanus gj. sn. | andre copepoder gj. sn. |
|------|----------------|----------|------------------|---------------------|---------------------|-----------------|-------------------------|
| nov | Bunnefjorden | 137-100 | 0.16 | 11.0 ±0.85 | 4 | 0.04 | 0 |
| nov | Bunnefjorden | 99-80 | 0 | 8.5 ±0.00 | 0 | 0 | 0 |
| nov | Bunnefjorden | 75-45 | 3.57 | 9.2 ±0.46 | 2 | 0 | 0.03 |
| nov | Bunnefjorden | 60-50 | 0.54 | 9.8 ±0.46 | 23 | 0.13 | 0.07 |
| nov | Bunnefjorden | 50-40 | 6.4 | 9.1 ±0.31 | 13 | 0 | 0.03 |
| nov | Bunnefjorden | 40-20 | 0.07 | 9.3 ±0.61 | 100 | 3.88 | 1.67 |
| nov | Bunnefjorden | 20--4 | 0 | - | - | - | - |
| feb | Bunnefjorden | 80 | 3.7 | 9.3 ±0.35 | 7 | 0 | 0 |
| feb | Bunnefjorden | 80 | 6 | 9.0 ±0.29 | 17 | 0 | 0 |
| feb | Bunnefjorden | 80 | 0.80 | 9.1 ±0.28 | 17 | 0 | 0 |
| feb | Bunnefjorden | 133-127 | 20 | 11.0 ±0.77 | 37 | 0 | 0 |
| feb | Bunnefjorden | 133-127 | 0.3 | 10.0 ±0.67 | 40 | 0 | 0 |
| feb | Bunnefjorden | 133-127 | 0.6 | 9.8 ±0.70 | 33 | 0.03 | 0.2 |
| feb | Bunnefjorden | 130-90 | 0.33 | 10.4 ±0.60 | 33 | 0 | 0 |
| feb | Bunnefjorden | 90-40 | 0.87 | 8.8 ±0.27 | 20 | 0.03 | 0 |
| feb | Bunnefjorden | 40-3 | 0.04 | 9.3 ±0.83 | 25 | 0 | 0 |
| jan | Bunnefjorden | bunntrål | 14.67 | 11.7 ±0.82 | 3 | 0 | 0 |
| nov | Steilene | 98-62 | 0.01 | 10 ±1.96 | 0 | 0 | 0 |
| nov | Steilene | 59-39 | 0.09 | 10.4 ±2.81 | 1 | 0.08 | 0 |
| feb | Steilene | 96-82 | 0 | - | - | - | - |
| feb | Steilene | 82-38 | 0.13 | 9.0 ±0.23 | 0 | 1.73 | 0 |
| feb | Steilene | 36-5 | 0 | - | - | - | - |
| feb | Steilene | 100-97 | 0 | 9 ±0.00 | 0 | 0 | 0 |
| feb | Steilene | 97-81 | 0.03 | 9.3 ±1.01 | 80 | 1 | 0 |
| feb | Steilene | 84-40 | 0.31 | 8.6 ±0.20 | 80 | 1.87 | 0 |
| nov | Holmenfjorden | 62-58 | 0 | - | - | - | - |
| nov | Holmenfjorden | 58-37 | 0.03 | 11.5 ±2.23 | 75 | 0 | 0 |
| nov | Holmenfjorden | 36-8 | 0 | 11 ±0.00 | 0 | 0 | 0 |
| feb | Holmenfjorden | 67-57 | 0.3 | 9.0 ±0.33 | 87 | 1.53 | 0 |
| feb | Holmenfjorden | 56-40 | 0.84 | 9.3 ±0.53 | 100 | 3.5 | 0.03 |
| feb | Holmenfjorden | 38-0 | 0.2 | 8.8 ±0.28 | 93 | 5.17 | 0.13 |
| nov | Lysakerfjorden | 54-40 | 12.5 | 9.4 ±0.54 | 60 | 0 | 2.47 |
| nov | Lysakerfjorden | 38-10 | 4 | 8.6 ±0.38 | 60 | 0.03 | 0.07 |
| feb | Lysakerfjorden | 56-55 | 20 | 8.7 ±0.26 | 73 | 0.9 | 0 |
| feb | Lysakerfjorden | 55-41 | 70 | 8.8 ±0.39 | 67 | 1.27 | 0 |
| feb | Lysakerfjorden | 38-4 | 7 | 8.6 ±0.28 | 83 | 1.5 | 0 |
| jan | Lysakerfjorden | Bunntrål | 67 | 11.1 ±0.66 | 17 | 0.37 | 0 |

3.4.2 Torskefisker

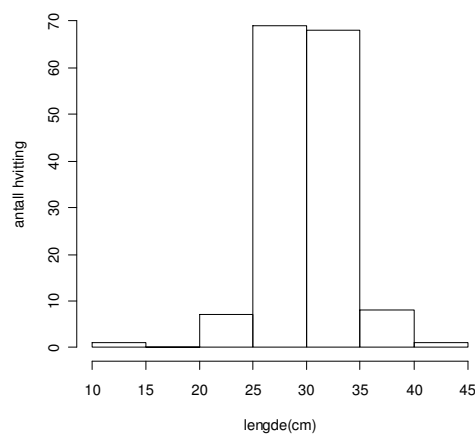
Det var flere hvitting i trekkene fra Lysakerfjorden og Bunnefjorden enn ved Steilene og i Holmenfjorden (figur 20). Det var signifikante forskjeller i mengde hvitting pr fjord (ANOVA, $df=3$, $F=3.4041$, $p=0.030$). Det var signifikant flere i Lysakerfjorden enn ved Steilene (TukeyHSD test, $p=0.021$), og nær signifikant flere i Holmenfjorden (TukeyHSD test, $p=0.053$). Forholdet mellom mengden hvitting i Bunnefjorden og Steilene var ikke signifikant (TukeyHSD test $p=0.814$).



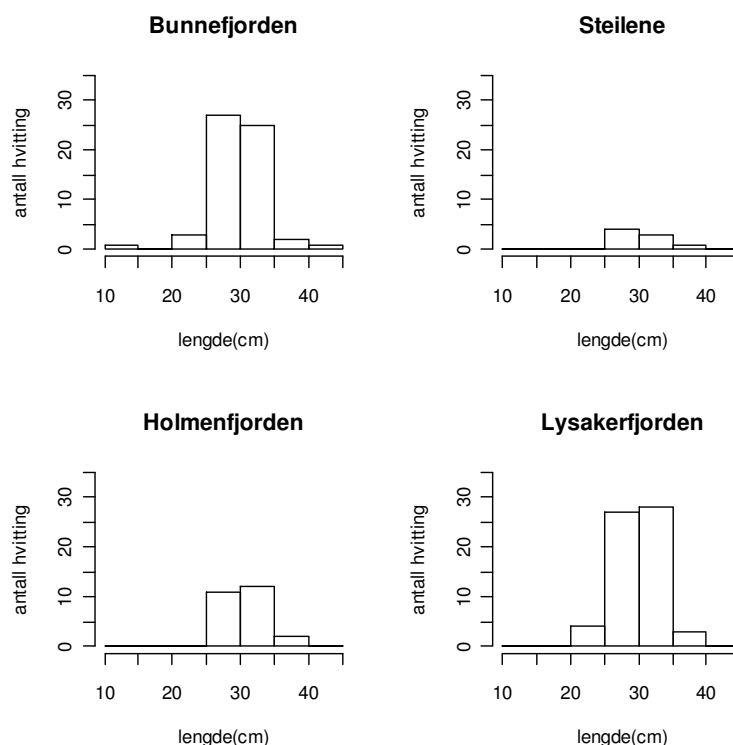
Figur 20: Boxplotet viser mengden (antall) hvitting i pelagiske tråltrekk fra de forskjellige fjordene. Antall hvitting er standardisert til 10 minutters tråltrekk og logaritme transformert.

Størrelsesfordeling

Størrelsesfordelingen til hvitting (figur 21) viser at hovedandelen av hvitting var rundt 30 cm lange i de pelagiske trekkene. Det var lite variasjon mellom fjordene (figur 22), og ingen av fjordene hadde signifikant større hvitting enn andre (ANOVA, $df=3$, $F=0.279$, $p=0.841$). Torskefiskene, hyse og torsk, som ble tatt i Lysakerfjorden var noe større enn hvittingen (tabell 8).



Figur 21: Størrelsesfordeling av hvitting fra pelagiske trekk, totalt for alle fjordene.



Figur 22: Histogrammene viser lengdefordelingen til hvitting fra pelagiske trekk, fordelt på fjord.

Mageanalyse

Totalt ble det undersøkt 204 torskefisk, av disse hadde 9 vrent mage og ble fjernet fra analysene som omhandlet mageinnhold. Blant alle torskefiskene hadde 93 % mat i magen, og 50 % av disse hadde spist sildefisk. Andelen torskefisk som hadde spist sildefisk varierte noe mellom fjordene. Lokalitet har en signifikant effekt på om fisken hadde spist sildefisk eller ikke (kontingents-tabell, $\chi^2 = 14.92$ og $\chi^2_{0.05,3} = 7.81$, $p < 0.01$). I Bunnefjorden og Lysakerfjorden hadde torskefisken spist mest sildefisk (56 % og 57 %), og ved Steilene og Holmenfjorden var andelen mindre (14 % og 17 %). I Bunnefjorden ble det av torskefisker kun tatt hvitting, totalt 65 stykker. De fleste hadde spist (92 %), og hovedføden besto av sildefisk, krill og kutling (tabell 8). På Steilene var det lite torskefisk i forhold til de andre lokalitetene, totalt åtte hvittinger ble fanget på Steilene. Av disse hadde sju spist, og mageinnholdet besto for det meste av krill, og kun en hadde sildefisk i magen. I Holmenfjorden ble det bare tatt torskefisk i to av

trekkene, men til sammen 25 fisk; alle hvittinger (tabell 8). De fleste hadde spist (96 %), for det meste krill, men i et par av tilfellene også sildefisk. I Lysakerfjorden var det mye torskefisker i trekket i februar i forhold til november (tabell 8). Lysakerfjorden var også det eneste stedet vi fikk andre torskefisker enn hvitting. Av 106 torskefisker tatt i Lysakerfjorden utgjorde 12,7 % hyse, og 2,1 % torsk. Generelt var hysen og torsken større enn hvittingen, og det var også mye helt fersk mat i magesekken deres, som tyder på at de har spist i trålen. Totalt hadde 94 % av torskefisken i Lysakerfjorden mat i magen. I tillegg til sildefisker og krill som dominerte mageinnholdet ved de forskjellige lokalitetene, ble det også funnet rester etter bunndyr i en del av magesekkene (tabell 8).

Tabell 8. Mengde (antall), gjennomsnittslengde (cm) med standardavvik og mageinnhold til hvitting. Mengden er standardisert til 10-minutters trekk.

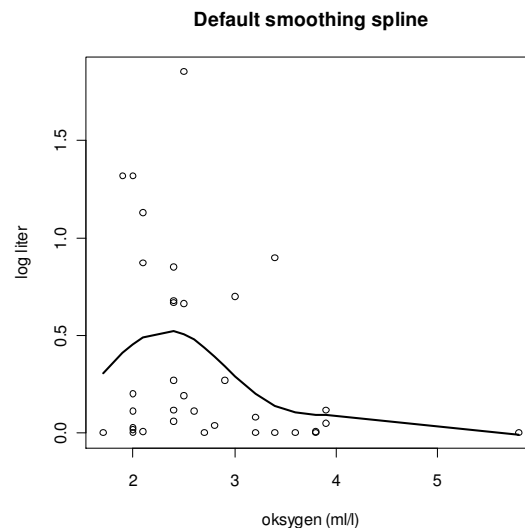
| Mnd | Fjord | Dyp (m) | Hvitting (ant.) | gj.sn. lengde | mager med bytte (%) | gj.sn. Brisling | gj.sn. Krill | gj.sn. bunndyr |
|-----|----------------|-----------|-----------------|---------------|---------------------|-----------------|--------------|----------------|
| nov | Bunnefjorden | 137-100 | 1 | 12 | 100 | 0 | 0 | 0 |
| nov | Bunnefjorden | 99-80 | 2 | 28 | 100 | 0 | 1 | 0 |
| nov | Bunnefjorden | 75-45 | 1 | 25 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| nov | Bunnefjorden | 60-50 | 15 | 30.1 ±2.2 | 100 | 0.3 | 1.8 | 0.8 |
| nov | Bunnefjorden | 50-40 | 4 | 30.5 | 100 | 0 | 1.5 | 1 |
| nov | Bunnefjorden | 40-20 | 2 | 33 | 100 | 0 | 0 | 0 |
| feb | Bunnefjorden | 80 | 6 | 30.8 ±1.9 | 80 | 0.8 | 0.4 | 0 |
| feb | Bunnefjorden | 80 | 13 | 30.4 ±1.7 | 91 | 1.2 | 1.5 | 0 |
| feb | Bunnefjorden | 80 | 14 | 32 ±1.8 | 93 | 0.6 | 2.9 | 0.1 |
| feb | Bunnefjorden | 133-127 | 1 | 42 | 100 | 0 | 3 | 0 |
| feb | Bunnefjorden | 130-90 | 1 | 26.5 | 100 | 0 | 2 | 0 |
| feb | Bunnefjorden | 90-40 | 5 | 32 ±2.3 | 100 | 0.8 | 1 | 0 |
| jan | Bunnefjorden | bunnetrål | 4 | 20.3 ±10.3 | 100 | 0.7 | 0.2 | 0.5 |
| nov | Steilene | 98-62 | 0 | - | | | | |
| nov | Steilene | 59-39 | 8 | 32 ±3.1 | 83 | 0 | 4.7 | 0.3 |
| feb | Steilene | 96-82 | 1 | 29.5 | 100 | 0 | 6 | 0 |
| feb | Steilene | 82-38 | 0 | - | | | | |
| feb | Steilene | 36-5 | 0 | - | | | | |
| feb | Steilene | 100-97 | 0 | - | | | | |
| feb | Steilene | 97-81 | 1 | 32 | 100 | 0 | 3 | 0 |
| feb | Steilene | 84-40 | 0 | - | | | | |
| nov | Holmenfjorden | 62-58 | 1 | 27.5 | 100 | 0 | 0 | 1 |
| nov | Holmenfjorden | 58-37 | 0 | - | | | | |
| nov | Holmenfjorden | 36-8 | 0 | - | | | | |
| feb | Holmenfjorden | 67-57 | 24 | 30.6 ±1.2 | 96 | 0.1 | 5.3 | 0.04 |
| feb | Holmenfjorden | 56-40 | 0 | - | | | | |
| feb | Holmenfjorden | 38-0 | 0 | - | | | | |
| nov | Lysakerfjorden | 54-40 | 1 | 27 | 100 | 1 | 2 | 0 |
| nov | Lysakerfjorden | 38-10 | 3 | 27.3 ±4.0 | 100 | 1 | 0 | 0 |
| feb | Lysakerfjorden | 56-55 | 26 | 30.3 ±1.3 | 88 | 0.7 | 3.0 | 0.08 |
| feb | Lysakerfjorden | 55-41 | 31 | 30.4 ±1.1 | 90 | 0.9 | 4.4 | 0.1 |
| feb | Lysakerfjorden | 38-4 | 10 | 33 | 100 | 0 | 0 | 1 |
| jan | Lysakerfjorden | Bunnetrål | 31 | 31.1 ±1.1 | 96 | 0.3 | 5.8 | 0.3 |

| Mnd. | Fjord | Dyp (m) | andre gadoider | gj.sn. Lengde | mager med bytte (%) | gj.sn. Brisling | gj.sn. Krill | gj. sn kutling | gj.sn. bunndyr |
|------|----------------|-----------|----------------|---------------|---------------------|-----------------|--------------|----------------|----------------|
| nov | Lysakerfjorden | 54-40 | 0 | | | | | | |
| nov | Lysakerfjorden | 38-10 | 0 | | | | | | |
| feb | Lysakerfjorden | 56-55 | 12 | 45.4 ±4.0 | 100 | 2.9 | 31.3 | 3.3 | 0.8 |
| feb | Lysakerfjorden | 55-41 | 2 | 50 | 100 | 4.5 | 27.0 | 0.5 | 0 |
| feb | Lysakerfjorden | 38-4 | | | | | | | |
| jan | Lysakerfjorden | Bunnetrål | 0 | | | | | | |

3.5 Brislingens fordeling

3.5.1 Brislingens fordeling i forhold til oksygen

Da et av hovedmålene for denne oppgaven var å se på brislingens fordeling i forhold til oksygenkonsentrasjon har jeg forsøkt å modellere dette forholdet. Først ble en lineær modell forsøkt. Denne viste seg å passe dårlig til dataene, og modellen viste til brudd på forutsetningene om homogenitet og normalitet. Bruken av additiv modell (Figur 23) viste at forholdet ikke var signifikant ($p=0.463$) og at kun 12.4 % av variansen ble forklart.

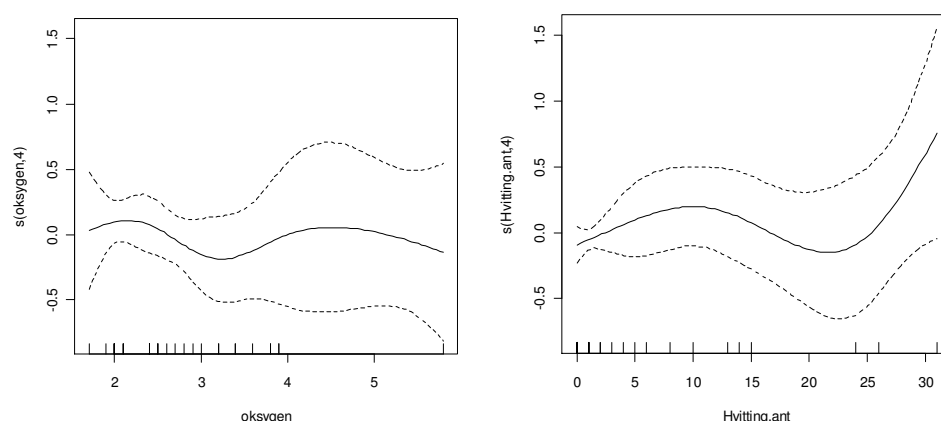


Figur 23. Brislingens fordeling i forhold til oksygen basert på de pelagiske trekkene. Mengde brisling (liter) er logaritme transformert.

3.5.2 Fordelingen til brisling i forhold til oksygen, fjord, mnd, antall hvitting

Mengden oksygen alene kunne ikke forklare fordelingen av mengde brisling, men ved å legge til flere faktorer i den additive modellen ble 74 % av variansen forklart. Verken oksygen eller antall hvitting hadde noen signifikant påvirkning på mengden brisling ($p=0.744$, $p=0.397$ respektivt). Den estimerte "smoothing" funksjonen til brisling tetthet viste mangel på trender sett i forhold til oksygennivåene (figur 24), mens den ser ut til å øke ujevnt med stigende antall av hvitting (figur 24). Faktoren som hadde mest

innvirkning på fordelingen av brisling var lokalitet (fjord), der Lysakerfjorden (fjord4) var mest signifikant ($p=0.012$) (tabell 9). Residualene viste en svak, men ikke tydelig trend til å øke med de tilpassede verdiene (punktene i datasettet er ikke jevnt fordelt), og dataene var normalfordelte med en liten skjevhet, men ingen tydelige brudd på forutsetningene om homogenitet og normalitet.



Figur 24. “Smoothing” funksjonene for den additive modellen. Linjen representerer den estimerte smotheren for brisling tetthet. Den stiplete linjen viser 95 % konfidensintervallet.

Tabell 9. Estimerte parametre, standardavvik, t-verdi og p-verdi av de parametriske faktorene i den additive modellen.

Parametriske faktorer:

| | Estimate | Std. Error | t value | Pr(> t) |
|-------------|----------|------------|---------|----------|
| (Intercept) | 0.39155 | 0.11065 | 3.539 | 0.00184 |
| Fjord.2 | -0.21544 | 0.23621 | -0.912 | 0.37163 |
| Fjord.3 | -0.08292 | 0.22342 | -0.371 | 0.71407 |
| Fjord.4 | 0.67914 | 0.24664 | 2.754 | 0.01159 |
| Mnd.11 | -0.15991 | 0.13708 | -1.167 | 0.25589 |

4. Diskusjon

4.1 Miljøforholdene i fjordene

Denne studien ble utført i indre Oslofjord ved fire forskjellige lokaliteter og hovedsakelig to forskjellige tidspunkt, november og februar. Temperatur og saltholdighet var relativt likt på alle lokaliteter, og det forekom heller ingen store variasjoner mellom november og februar i de dypere delene av vannsøylen. Oksygenforholdene varierte mellom lokalitetene, og også fra november fram til februar. Bunnefjorden er kjent for å tidvis ha svært dårlige oksygenforhold, og det har ikke vært uvanlig med anoksiske forhold i de dypeste vannmassene (Baalsrud og Magnusson 2002). Vinteren 2006/2007 var det imidlertid oksygen gjennom hele vannsøylen, og laveste verdi for Bunnefjorden var 1,41 ml/l ved 150 meters dyp. At oksygenverdiene var såpass høye i forhold til normalen for denne fjordarmen, skyldes en omfattende dypvannsfornyelse vinteren 2006, som ga svært gode oksygenforhold i hele indre Oslofjord (Årsberetning 2006 fra fagrådet for vann og avløpsteknisk samarbeid i indre Oslofjord). Dette kan forklare hvorfor det ikke var noen anoksiske forhold i Bunnefjorden i undersøkelsesperioden. Vi fant heller ingen anoksiske forhold ved noen av de andre lokalitetene. I Lysakerfjorden fant vi de laveste oksygenverdiene i perioden (1.3 ml/l). Brislingens overvintring i Oslofjorden er dermed i denne oppgaven studert under usedvanlig gode oksygenforhold for denne fjorden å være.

4.2 Fisk i hypoksiske vannmasser

I denne studien ønsket vi å teste om brisling er mer tolerant mot lave oksygenkonsentrasjoner enn sine predatorer. Flere studier viser at når det er forskjeller i hypoksitoleranse mellom arter, er det ofte arter av byttedyrene som er mer tolerante enn predatorene (Chapman et al. 1995, Robb og Abrahams 2003, Anjos et al. 2008). I Amazonas viste en studie at områder med lavt oksygennivå hadde færre fiskespisende fisk sammenlignet med områder med normale oksygenkonsentrasjoner (Anjos et al. 2008), og evnen til å tolerere hypoksia ga byttedyr muligheten for å oppholde seg i habitater med lavere predasjonspress.

Brisling er en kystnær art som forekommer i mange fjorder og områder med hypoksisk miljø. I Svartehavet er brisling en av de mest tallrike fiskeartene (Daskalov og Prodanov 1998). Her ble det på 70-tallet klart at eutrofiering og oksygenmangel var et økende problem. Også i Østersjøen er brisling en av de dominerende artene og også her er eutrofiering, og hypoksiske og anoksiske forhold, et problem (Österblom et al. 2007). Dette tyder på at brislingen er velegnet til å takle slike betingelser. Et annet forhold som kan være med å forklare brislingens toleranse for lave oksygenkonsentrasjoner er at de lever i stim. For sild er det kjent at det kan utvikles reduserte oksygennivå inne i stimen (Dommasnes et al. 1994, Domenici et al. 2000). Forbruket av oksygen i den tette stimen gjør at det kan bli hypoksiske forhold sentralt og bakerst i stimen, og sildefisken må dermed være adaptert til å tolerere slike forhold.

4.3 Fordeling til brisling i forhold til oksygen

De relativt gode oksygenforholdene vinteren 2006/2007 gjør at studien trolig ikke innbefattet habitater med kritisk lave oksygenverdier. Mye tyder på at selv om oksygenforholdene i Lysakerfjorden var de laveste, var de ikke lave nok for en skikkelig test av brislingens valg av overvintringshabitat i forhold til oksygenforhold, og brislingens fordeling i forhold til oksygen viste heller ingen tydelige trender. Derimot ble mye mer av variansen (74 %) forklart av å legge til flere faktorer (fjord, måned, tilstedeværelse av predator), noe som viser at valg av overvintringshabitat er en kompleks mekanisme, der flere faktorer spiller en viktig rolle. Det så ut som oksygenverdier på 1,5 til 3 ml/l hadde de største konsentrasjonene av brisling. Som nevnt i innledningen har tidligere undersøkelser fra Oslofjorden vist at brisling finnes ned til 0.5ml oksygen pr liter (Kaartvedt et al. 2006), mens lavest målte verdi i denne undersøkelsen var 1.3 ml l/l. Det ble likevel funnet mer brisling i de fjordarmene hvor oksygenforholdene var lavest, spesielt gjelder dette Lysakerfjorden som hadde de laveste oksygenforholdene og signifikant mer fisk sammenlignet med de tre andre lokalitetene. I Bunnefjorden ble det også funnet mye brisling. Siden Bunnefjorden har et langt større volum enn Lysakerfjorden er det trolig flere brisling som overvintret i Bunnefjorden. Det ble funnet spesielt lite brisling ved Steilene, som hadde de beste oksygenforholdene.

I tillegg til studiene fra Oslofjorden, er det også flere andre studier som har omhandlet sildefisks toleranse mot lave oksygenverdier. Dommansnes et al. (1994) viste at sild kunne tolerere oksygennivåer under 2 ml/l, Hognestad (1994) fant i sine studier at sild i Rossfjord i Troms oppholdt seg i områder med så lavt som 1,5 ml oksygen pr l og Lie et al. (1978) viste at i Lindåspollene på vestlandet i Norge oppholdt sild seg i så lave oksygenverdier som 1 ml/l.

Både i Bunnefjorden, Holmenfjorden og Lysakerfjorden viste ekkoloddet at det var mye registreringer i den nederste delen av vannmassene. Det var også her de laveste oksygenverdiene ble funnet, men denne faktoren kan ikke skilles fra betydningen av mørkere vannmasser i dypet. Trålfangsten tilsier at de akustiske registreringene består hovedsakelig av brisling. Laget med fisk på rundt 40 meters dyp i Bunnefjorden, består trolig av brisling som stimer høyere for å kunne lokalisere og ta til seg mer næring. Det samme laget kan også ses ved Steilene.

Temperatur og saltholdighet var relativt konstant i dypet og likt mellom fjordene, og vil trolig ikke forklare noe av variasjonen. Fra tidligere studier (Schurmann og Steffensen 1992) er det kjent at lave oksygenkonsentrasjoner kan bedre tolereres ved lave temperaturer.

4.4 Brislingens næringsinntak i forhold til oksygen

Fordøyelse krever oksygen, og Chabot og Dutil (1999) viste at matinntak hos fisk var direkte relatert til oksygentilgjengelighet. Videre påvirket hypoksia den metabolske raten slik at fordøyelsesprosessen forlenges (Jordan og Steffensen 2007). Ved lave oksygenverdier kan fisk bli nødt til å redusere matinntaket, og på denne måten kan hypoksia resultere i redusert vekstrate (Chabot og Dutil 1999).

Resultatene fra denne studien tyder ikke på at oksygenverdiene begrenset fødeinntaket. Brislingen fra Lysakerfjorden var blant dem som hadde mest mat i magen, og det var her vi fant de laveste oksygenverdiene. Det dypeste av de pelagiske trekkene i

Lysakerfjorden ble tatt med øvre kant av trålen rundt 55 meters dyp. Der var oksygenkonsentrasjonen 1.9 ml/l, og ved denne konsentrasjonen hadde oksygen tydeligvis ingen begrensning for fødeinntaket.

Brislingen fra bunntrålen i Lysakerfjorden hadde langt mindre mat i magen enn brisling fra vannmassene over, og oksygenforholdene her var sannsynligvis de laveste i fjorden. Oksygenmålingen på 75 meters dyp i Lysakerfjorden var på 1.3 ml/l. Resultatet fra mageanalysen trenger ikke nødvendigvis skyldes de lave oksygenverdiene. Brislingene tatt i bunntrekket var brisling som var større enn gjennomsnittet, og som trolig har hatt en annen overvintringsstrategi (se nedenfor).

Fødeaktiviteten mellom fjordene så ikke ut som å ha noen sammenheng med planktontilgang. Bunnefjorden, som hadde flest *Calanus*, var lokaliteten der de var minst fødeaktive. Mest fødeaktive var de i Lysakerfjorden og Holmenfjorden. Disse to lokalitetene hadde flere små hoppekreps enn Bunnefjorden, men mageanalysen viste at kun en liten andel av brislingene i Lysakerfjorden hadde dratt nytte av disse. Muligens kan fordelingen til *Calanus* i Bunnefjorden være forklaringen. De store mengdene *Calanus* fantes i de helt dypeste lagene, 80-150 meter. Det er mulig at det er for dypt og mørkt for at brislingen kunne dra noe særlig nytte av disse, men størrelsen på brislingen og forskjellige næringsstrategier kan også ha spilt inn.

4.5 Brislingens overvintringsstrategi

I Bunnefjorden viste de pelagiske trekkene en trend med at brislingen ble større med dypet. I denne dypeste fjordarmen ga også de pelagiske trekkene signifikant større fisk enn de tre andre fjordene. De minste brislingene ble fanget i Lysakerfjorden, som er den grunneste fjordarmen. Gjennomsnittsstørrelsen var større i bunntrekkene, i de fjordene det ble utført. Dette støtter også opp under at brislingens størrelse øker med dypet, selv om maskevidden var noe større i bunntrålen enn i den pelagiske trålen. Størrelsesmålene tyder på at de overvintrende brislingene hovedsakelig bestod av 0-gruppe brisling (årets rekrutter), og en mindre andel av brislingen antakelig var ettåringer og eldre. De større brislingene i bunntrekkene i Lysakerfjorden og

Bunnefjorden var antakelig allerede kjønnsmodne individer. Dette stemmer overens med studier gjort på andre fisk, eksempelvis laksesild, *Maurolicus muelleri* (Giske og Aksnes 1992) og kutling, *Gobiusculus flavescens* (Utne og Aksnes 1994) der det er vist at voksne individer står dypere i vannsøylen enn de juvenile.

De store brislingene fra bunnetrekkene hadde ofte lite mat i magesekken. Fra de pelagiske trekkene så man også tydelig at de store individene hadde lite i magesekken. Av alle brislinger undersøkt så man at det var en tydelig større andel av juvenile individer (≤ 10 cm) som tok til seg næring i løpet av vinteren enn de voksne individene (> 10 cm). Blant de som hadde mat i magen var andelen som hadde fersk mat (hoppekreps) mye større blant de juvenile individene. Dette samsvarer med tidligere studier av brisling i en overvintringssituasjon (Casini et al. 2004), der det ble vist at prosenten av tomme magesekker økte signifikant med lengden til brisling. Szypula (1992) hadde også lignende resultater. Dette kan tyde på at de eldre brislingene ikke trenger like mye næring som de yngre og prioriterer sikkerheten i dypet. De yngre fiskene har større energibehov per masse, har mindre energireserver og kan derfor være villige til å ta større sjanser for å få næring.

For laksesild er det blitt vist at de juvenile holder seg høyere i vannsøylen enn de voksne individene, for å kunne utnytte seg av de bedre næringsforholdene der (Giske og Aksnes 1992). De juvenile fiskene utsetter seg dermed for en langt høyere predasjonsfare enn den voksne laksesilden som spiste lite og gjemte seg i mørket og dypet. De forskjellige næringsstrategiene ble forklart at de juvenile laksesildene trengte næring for å vokse og nå kjønnsmoden alder i løpet av ett år, mens for de adulte var det viktigere å overleve til neste gyting.

Dette kan også stemme for brisling. De små individene var oftere høyere i vannsøylen og hadde mer mat i magen enn de større. Brislingen i Lysakerfjorden hadde spist mye, og det var her vi fant de minste individene. Bunnefjorden hadde gjennomsnittlig større brisling, og her var andelen som hadde spist mye mindre. Ved gode næringsforhold kan brislingene bli kjønnsmoden allerede ved ett år (Ellingsen 1974). Derfor er

sannsynligvis motivasjonen til de unge individene av brisling å vokse for å nå kjønnsmodning raskere, de eldre individenes motivasjon er å overleve. Det er også mulig at de større brislingene er letter å oppdage for en visuell predator, og dermed mer sårbare mot predasjon.

Brisling som hadde spist hadde spesielt mye *Calanus* i magene. Som en visuell predator vil brislingen ventelig spise selektivt på større byttedyr (*Calanus* er større enn de andre hoppekrepsene i overvintringsområdene), og *Calanus* hadde også en vertikalfordeling som overlappet med brislingens. Det er fra tidligere undersøkelser kjent at brisling er en selektiv predator som kun spiser få arter av zooplankton med preferanse for hoppekreps (Cardinale et al. 2003, Casini et al. 2004)

Resultatet fra Bunnefjorden er ikke i overensstemmelse med hypotesen om at brisling velger overvintringshabitat ut i fra næringstilgang. Riktignok var det mest *Calanus* i dette habitatet, men det var få brisling som hadde spist. Tidligere studier i fra Bunnefjorden vinterstid har blant annet vist at brislingen tar til seg lite næring (Volan 2004 og Kaartvedt et al. 2006), men det har også vært vintre hvor det har vært vanlig at den tar til seg næring (Kaartvedt et al. 2006). For brislingen i Lysakerfjorden og Holmenfjorden derimot synes fødetilgangen å være viktigere, siden disse fiskene der tok til seg næring i løpet av vinteren og at Lysakerfjorden hadde størst tetthet av brisling. Ut fra argumentasjonen over er en mulighet at større brisling primært velger habitat som reduserer predasjonsrisikoen, mens kvaliteten på overvintringshabitatet for små individer i større grad bestemmes av fødetilgang.

4.6 Fordeling til predatorfisk

Det ble funnet predatorfisk i stort sett alle trekk som ble gjennomført i denne studien, og brisling var den viktigste fødeorganismen for torskefiskene i habitatene med mest brisling. Andelen torskefisk med brisling i magen i Lysakerfjorden er muligens noe høyt, siden en del av fisken der hadde åpenbart spist i trålen. Fordelingen til torskefisk blant fjordene var den samme som med brisling. Det ble funnet flest i Lysakerfjorden, en del færre i Bunnefjorden, og få torskefisker ble tatt ved Steilene eller

Holmenfjorden. Disse resultatene tilsier at predasjon er en viktig drivkraft for valg av overvintringshabitat, men en test av i hvor stor grad brisling kan dra nytte av dårlige oksygenverdier for å gjemme seg var vanskelig å avgjøre, siden vinteren undersøkelsen ble utført var kjennetegnet av gode oksygenforhold. I alle fjorder var det over 1 ml/l oksygen, som var over det laveste registrerte oksygennivået for hvitting (Røstad og Kaartvedt 2006). Torskefisk, her torsk, kan tolerere korte næringsvandring i vannmasser med oksygen så lavt som 1 ml/l (Plante et al. 1998). Dette kan forklare det store overlappet mellom leveområdene. De tidligere studiene tyder uansett på en lavere toleranse enn de laveste verdiene funnet i dette studiet, og torskefiskenes vertikalvandring eller næringsvandring var sannsynligvis ikke påvirket av oksygenforholdene.

4.7 Konklusjon

Studiet viste at forskjellige årsklasser av brisling så ut til å ha forskjellige overvintringsstrategier. De juvenile var mer fødeaktive og tok større sjanser for å skaffe næring, og de voksne tok til seg svært lite næring, og skjulte seg ofte i de dype vannmassene. Utgangshypotesen for denne studien var at brisling utnytter seg av områdene med lave oksygenforhold for å redusere predasjonsfaren. Oksygenforholdene vinteren studien ble gjennomført var i midlertidig for gode for å teste dette spørsmålet. Den alternative hypotesen, om at brislinger velger overvintringshabitat ut i fra næringsforhold, ser ikke ut til å stemme. Brislingen tok til seg næring i varierende grad mellom fjordene, og det så ikke ut til å ha noe sammenheng med næringstilgangen.

Referanser

Anjos MB, Oliveira RR og Zuanon J (2008) Hypoxic environments as refuge against predatory fish in the Amazonian floodplains. *Brazilian Journal of Biology* 68: 45-50

Baalsrud K og Magnusson J (2002) Indre Oslofjord: Natur og miljø. Fagrådet for vann og avløpsteknisk samarbeid i indre Oslofjord

Breitburg DL, Loher T, Pacey CA og Gerstein A (1997) Varying effects of low dissolved oxygen on trophic interactions in an estuarine food web. *Ecological Monographs* 67: 489-507

Cardinale M, Casini M, Arrhenius F og Håkansson N (2003) Diel spatial distribution and feeding activity of herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*) in the Baltic Sea. *Aquatic Living Resources* 16: 283-292

Casini M, Cardinale M og Hjelm J (2006) Inter-annual variation in herring, *Clupea harengus*, and sprat, *Sprattus sprattus*, condition in the central Baltic Sea: what gives the tune? *Oikos* 112:638-650

Casini M, Cardinale M og Arrhenius F (2004) Feeding preferences of herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*) in the southern Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science* 61: 1267-1277

Chabot D og Dutil JD (1999) Reduced growth of Atlantic cod in non-lethal hypoxic conditions. *Journal of Fish Biology* 55: 472-491

Chapman LJ, Kaufman LS, Chapman CA og McKenzie FE (1995) Hypoxia tolerance in twelve species of East African cichlids: Potential for low oxygen refugia in Lake Victoria. *Conservation Biology* 9: 1274-1287

- Daskalov G og Prodanov K (1998) Marine Environmental Conditions and Fishery Productivity in the Black Sea. Global versus local changes in upwelling systems 249-265
- Diaz RJ (2001) Overview of hypoxia around the world. Journal of Environmental Quality 30: 275-281
- Domenici P, Steffensen JF og Batty RS (2000) The effect of progressive hypoxia on swimming activity and schooling in Atlantic herring. Journal of Fish Biology 57: 1526-1538
- Domenici P, Lefrancois C og Shingles A (2007) Hypoxia and the antipredator behaviours of fishes. Philosophical Transactions of The Royal Society B 362: 2105-2121
- Dommasnes A, Rey F og Røttingen I (1994) Reduced oxygen concentrations in herring wintering areas. ICES Journal of Marine Science 51:63-69
- Ellingsen E (1974) Brisling i Oslofjordområdet. En oversikt over biologi og økonomisk betydning. Fisken og Havet Serie B 12: 1-15
- Giske J og Aksnes DL (1992) Otogeny, season and trade offs: vertical distribution of the mesopelagic fish *Maurolicus Muelleri*. Sarsia 77: 253-261
- Helly JJ og Levin LA (2004) Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. Deep Sea Res I 51:1159-1168
- Hognestad PT (1994) The Lake Rossfjord herring (*Clupea harengus* L.) and its environment. ICES Journal of Marine Science 51: 281-292

- Huse I og Ona E (1996) Tilt angel distribution and swimming speed of overwintering Norwegian spring spawning herring. *ICES Journal of Marine Science* 53:863-873
- Jordan AD og Steffensen JF (2007) Effects of ration size and hypoxia on specific dynamic action in the cod. *Physiological and Biochemical Zoology* 80: 178-185
- Kaartvedt S, Røstad A og Klevjer TA. (2006) Small clupeid fish (*Sprattus sprattus*) exploits low oxygen waters for predator avoidance during winter. Manuscript.
- Kirkerud L, Magnusson J, Nilsen G og Skei J (1979) Undersøkelse av hydrografiske og biologiske forhold i indre Oslofjord. Overvåkningsprogram – Årsrapport 1978.
- Lie U, Dahl O og Østvedt OJ (1978) Apects of life history of the local herring stock in Lindåspollene, Western Norway. *Fiskeridirektoratets Skrifter, Serie Havundersøkelser* 16: 369-404
- Nestlerode JA og Diaz RJ (1998) Effects of periodic environmental hypoxia on predation of a tethered polychaete, *Glycera americana*: implication for trophic dynamics. *Marine Ecology Progress Series* 172: 185-195
- Nilsson GE og Östlund-Nilsson S (2008) Does size matter for hypoxia tolerance in fish? *Biological Reviews* 83: 173-189
- Onsrud MSR, Kaartvedt S, Røstad A og Klevjer TA (2004) Vertical distribution and feeding patterns in fish foraging on the krill *Meganyctiphanes norvegica*. *ICES Journal of Marine Science* 59: 393-400
- Plante S, Chabot D og Dutil JD (1998) Hypoxia tolerance in Atlantic cod. *Journal of Fish Biology* 53: 1342-1356

Robb T og Abrahams MV (2003) Variation in tolerance to hypoxia in a predator and prey species: an ecological advantage of being small? *Journal of Fish Biology* 62, 1067-1081

Røstad A og Kaartvedt S. (2006) Swimming behavior and target strength of gadoid withling (*Merlangius merlangus*) in a hypoxic water column. Manuscript

Schurmann H og Steffensen JF (1992) Lethal oxygen levels at different temperatures and the preferred temperature during hypoxia of the Atlantic cod, *Gadhus morhua* L. *Journal of Fish Biology* 41: 927-934

Strickland JDH og Parsons TR (1972) A practical Handbook of Seawater analysis. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, 167: 1-310

Szypula J (1992) Feeding of herring and sprat in the southern Baltic over 1971-1989. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 22: 181-195

Utne ACW og Aksnes DL (1994) An experimental study on the influence of feeding versus predation risk in the habitat choice of juvenile and adult two-spotted goby *Gobiusculus flavescens* (Fabricius). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 179: 69-79

Volan C (2004) Overvintrende brisling (*Sprattus sprattus*) i Bunnefjorden: næringsgrunnlag, oksygentilgjengelighet og predasjonsrisiko. Cand. Scient thesis. Universitetet i Oslo

Österblom H, Hansson S, Larsson U, Hjerne O, Wulff F, Elmgren R og Folke C (2007) Human-induced trophic cascades and ecological regime shifts in the Baltic Sea. *Ecosystems* 10: 877-889

Nettsteder:

Havforskningsinstituttet URL: http://www.imr.no/visste_du/arter/brisling. [Hentet 03.06.08]

Årsberetning 2006 fra fagrådet for vann og avløpsteknisk samarbeid i indre Oslofjord
URL: <http://www.indre-oslofjord.no/innhold/rapporter.html>. [Hentet 06.10.08]

Vedlegg

Vedlegg 1. Fangstabell for toktene. Fangsten er standardisert til 10-minutters trekk.

| Dato | Lokalitet | Tid | Dyp | Sprat(liter) | Hvitting (ant) | Hyse (ant) | Torsk (ant) | krill (liter) |
|------------|----------------|-------|---------|--------------|----------------|------------|-------------|---------------|
| 23.11.2006 | Bunnefjorden | 11:08 | 137-100 | 0.16 | 1 | 0 | 0 | 6 |
| 23.11.2006 | Bunnefjorden | 11:19 | 99-80 | 0 | 2 | 0 | 0 | 3.33 |
| 23.11.2006 | Bunnefjorden | 11:29 | 75-45 | 3.57 | 1 | 0 | 0 | 0.36 |
| 23.11.2006 | Bunnefjorden | 12:39 | 60-50 | 0.54 | 15 | 0 | 0 | 1.17 |
| 23.11.2006 | Bunnefjorden | 12:47 | 50-40 | 6.4 | 4 | 0 | 0 | 0.4 |
| 23.11.2006 | Bunnefjorden | 13:46 | 40-20 | 0.07 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| 23.11.2006 | Bunnefjorden | 12:53 | 20-4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 29.11.2006 | Steilene | 10:52 | 98-62 | 0.01 | 0 | 0 | 0 | 9.27 |
| 29.11.2006 | Steilene | 11:03 | 59-39 | 0.09 | 8 | 0 | 0 | 0 |
| 29.11.2006 | Holmenfjorden | 12:59 | 62-58 | 0 | 1 | 0 | 0 | 12.5 |
| 29.11.2006 | Holmenfjorden | 13:07 | 58-37 | 0.03 | 0 | 0 | 0 | 1.25 |
| 29.11.2006 | Holmenfjorden | 13:15 | 36-8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 29.11.2006 | Lysakerfjorden | 14:24 | 54-40 | 12.5 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 29.11.2006 | Lysakerfjorden | 14:32 | 38-10 | 4 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| 01.02.2007 | Bunnefjorden | 10:33 | 80 | 3.7 | 6 | 0 | 0 | 0.5 |
| 01.02.2007 | Bunnefjorden | 10:43 | 80 | 6 | 13 | 0 | 0 | 0.5 |
| 01.02.2007 | Bunnefjorden | 10:54 | 80 | 3.82 | 14 | 0 | 0 | 2.91 |
| 01.02.2007 | Bunnefjorden | 12:29 | 133-127 | 20 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 01.02.2007 | Bunnefjorden | 12:45 | 133-127 | 0.3 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| 01.02.2007 | Bunnefjorden | 12:56 | 133-127 | 0.6 | 0 | 0 | 0 | 3.3 |
| 01.02.2007 | Bunnefjorden | 14:00 | 130-90 | 0.33 | 1 | 0 | 0 | 3.07 |
| 01.02.2007 | Bunnefjorden | 14:16 | 90-40 | 0.87 | 5 | 0 | 0 | 3.48 |
| 01.02.2007 | Bunnefjorden | 14:28 | 40-3 | 0.04 | 0 | 0 | 0 | 0.48 |
| 02.02.2007 | Holmenfjorden | 10:29 | 67-57 | 0.3 | 24 | 0 | 0 | 6.2 |
| 02.02.2007 | Holmenfjorden | 10:40 | 56-40 | 0.84 | 0 | 0 | 0 | 4.74 |
| 02.02.2007 | Holmenfjorden | 10:51 | 38-0 | 0.2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 02.02.2007 | Lysakerfjorden | 12:59 | 56-55 | 20 | 26 | 11 | 1 | 1 |
| 02.02.2007 | Lysakerfjorden | 13:10 | 55-41 | 70 | 31 | 1 | 1 | 2 |
| 02.02.2007 | Lysakerfjorden | 13:21 | 38-4 | 7 | 10 | 0 | 0 | 1 |
| 05.02.2007 | Steilene | 11:39 | 96-82 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0.2 |
| 05.02.2007 | Steilene | 11:50 | 82-38 | 0.13 | 0 | 0 | 0 | 3.5 |
| 05.02.2007 | Steilene | 12:08 | 36-5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.27 |
| 05.02.2007 | Steilene | 13:29 | 100-97 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1.8 |
| 05.02.2007 | Steilene | 13:40 | 97-81 | 0.03 | 1 | 0 | 0 | 3.5 |
| 05.02.2007 | Steilene | 13:51 | 84-40 | 0.31 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Bunntråling

| | | | | | | | | |
|------------|----------------|----------------------|----------|-------|----|---|---|------|
| 26.01.2007 | Bunnefjorden | 09:55 | Bunntrål | 14.67 | 4 | 0 | 0 | lite |
| 26.01.2007 | Lysakerfjorden | ikke standarisert | Bunntrål | 67.00 | 31 | 0 | 0 | |

Vedlegg 2. Tabell over total antall plankton.

| Sted | Dyp | antall meter | Calanus spp | Acartia spp. | Oithona spp | Microcalanus | Onchea | Pseudocalanus | Paraonchaeta | Pilorm | naupliarve | børstemarklarve | flerbørstemark |
|----------------|--------|-----------------|----------------|-----------------|----------------|--------------|--------|---------------|--------------|--------|------------|-----------------|----------------|
| Bunnefjorden | 0-40 | 40 | 12 | 6 | 95 | 88 | - | - | - | - | - | - | - |
| | 39-80 | 41 | 219 | 1 | 53 | 56 | 11 | - | - | 7 | - | - | - |
| | 83-148 | 65 | 3490 | - | 10 | - | - | - | 10 | 10 | - | - | - |
| Steilene | 0-20 | 20 | 14 | 10 | 117 | 153 | 5 | 11 | - | 1 | 143 | 13 | - |
| | 19-40 | 21 | 18 | - | 45 | 75 | 2 | 8 | - | - | - | 1 | - |
| | 40-80 | 40 | 172 | - | 125 | 255 | 9 | 17 | - | 3 | 1 | - | - |
| | 82-120 | 38 | 1193 | - | 107 | 107 | 35 | 14 | - | 12 | - | 1 | 6 |
| Holmenfjorden | 0-20 | 20 | 5 | 10 | 148 | 115 | 15 | - | - | - | 64 | 12 | - |
| | 20-40 | 20 | 9 | 2 | 80 | 186 | 16 | - | - | - | 3 | 1 | - |
| | 39-76 | 37 | 608 | 12 | 97 | 156 | 13 | - | - | 18 | 2 | 2 | - |
| Lysakerfjorden | 40-0 | 40 | 15 | 9 | 231 | 295 | 23 | - | - | - | 17 | 1 | - |
| | 41-78 | 37 | 1613 | - | 91 | 35 | 69 | - | - | 8 | - | - | 2 |
| Lysakerfjorden | 0-20 | 20 | 11 | 2 | 213 | 189 | 7 | 34 | - | - | 68 | 2 | 1 |
| | 20-40 | 20 | 34 | 1 | 282 | 215 | 7 | - | - | 1 | 3 | 2 | - |
| | 40-78 | 38 | 914 | - | 38 | 74 | 10 | - | - | 4 | - | - | - |